

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Федеральное агентство по рыболовству

**Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО»)**

А.А. Яржомбек

Образ жизни и поведение промысловых рыб

**Издательство ВНИРО
Москва, 2016**

УДК 597-151

Я 71

Редакционный совет ФГБНУ «ВНИРО»:

М.К. Глубоковский, В.А. Бизиков, О.А. Булатов,
И.В. Бурлаченко, А.И. Глубоков, Б.Н. Котенев,
М.В. Сытова, Е.Н. Харенко, А.М. Орлов

А.А. Яржомбек.

Я 71 Образ жизни и поведение промысловых рыб.– М.: Изд-во
ВНИРО, 2016.– 200 с.

Книга содержит сведения о различных сторонах жизни рыб, связанных с поведением в естественной среде, в экспериментальных условиях и в процессе промысла. Написана на основании собственных исследований и наблюдений автора, а также анализа литературных источников. В книге приведены краткие данные об ареалах обитания и образе жизни основных объектов рыболовства России.

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Введение	5
2. Изменение поведения в онтогенезе	9
3. Способы получения сведений о поведении рыб	13
4. Биологические ритмы активности	17
5. Миграции и другие перемещения в пространстве	20
6. Локомоция	38
Механика плавания	38
Скорости плавания	39
7. Стайность, одиночность, социальность	46
Скопления рыб	46
Структура стай	51
Одновидовые объединения	54
Стаи состоящие из разных видов	58
Иерархические отношения	59
Одиночные рыбы	61
Изменение стайности в онтогенезе	66
8. Объекты и способы питания	67
Дыхательное поведение	76
Чесание и избавление от паразитов	77
9. Нерестовое поведение	78
Простое нерестовое поведение	79
Сложное нерестовое поведение	80
10. Защитное и оборонительное поведение	89
11. Рецепция и реакции на внешние стимулы	95
Зрение	95
Искусственное освещение для управления поведением	101
Отношение к температуре	103
Химическая чувствительность	107
Реакция на pH	113
Реакция на содержание кислорода	114
Реакция рыб на звуки, слух	114
Электрочувствительность	119
Электромагнитная чувствительность	120
Тигмотаксис	121
12. Поведение рыб в зоне действия орудий лова	122
13. Приспособление, обучение	127
14. Гормоны и поведение	133
15. Краткие сведения о поведении промысловых объектов	135
Тресковые	135

Камбалы	144
Пресноводные окунёвые	147
Морские окунеобразные.	148
Скорпенообразные.	155
Сайра	157
Летучие рыбы	157
Сельди океанические	158
Алёзы	161
Шпроты	162
Сардины	162
Анчоусы.	163
Тюльки	164
Кефали	164
Лососевидные	165
Лососевые рыбы	165
Сиговые.	166
Корюшковые	167
Свящиеся анчоусы	169
Карповые	169
Сомы	171
Щукообразные	172
Осетровые	172
Акулы.	174
Скаты	176
Миноги	176
16. Заключение.	178
Литература	180

1. ВВЕДЕНИЕ

БСЭ: «Поведение есть система взаимосвязанных действий, осуществляемых субъектом с целью реализации определённой функции и требующих его взаимодействия со средой».

В.К. Коротков и А.С. Кузьмина (1972) дали определение поведения рыб – «...совокупность двигательных актов и сложных форм поведения, свойственных рыбам данного вида, возникающих в результате различных внутренних и внешних стимулов».

Известный исследователь поведения рыб Д.В. Радаков в одном из своих выступлений дал простое определение термину поведение – это «что они (рыбы) делают, а также чего они не делают».

Можно заключить, что: поведение рыб это – двигательные реакции в ответ на внешние и внутренние стимулы. В описание и изучение поведения входят и объяснения (или попытки объяснения и понимания) побудительных стимулов и механизмов осуществления поведенческих актов.

Сколь многообразны рыбы столь же многообразно их поведение. Разные виды рыб имеют специфический «поведенческий репертуар», знание которого позволяет рационально подходить к рыбному хозяйству. Практический интерес рыболовства вызывают, прежде всего, промысловые (многочисленные) рыбы. Интерес рыбодоводов вызывают объекты товарной аквакультуры. Однако, многие элементы поведения более подробно исследованы на мелких видах не являющихся промысловыми, но весь жизненный цикл которых доступен непосредственному наблюдению, а также на личинках и мальках. Эти модельные исследования дают основания для понимания поведения важных объектов рыбного хозяйства.

Поведению рыб посвящено огромное количество публикаций, регулярно проводятся совещания посвященные этому вопросу, издаются сборники статей, известные специалисты издают монографии, посвященные, как правило, специальным разделам поведения (Протасов, 1978, Сбикин, 1980. Коротков, 1998, Мочек, 1987, Радаков, 1972, Лещева, Жуйков 1998, Павлов и Скоробогатов, 2014 и др.). Настоящая книга имеет целью подведению итогов исследований на современном этапе.

Особенности поведения формируют образ жизни – ареал распространения, условия нагула, зимовки и нереста, питания, миграций, внутривидовые и межвидовые отношения и другие элементы обитания, важные для рыболовства, охраны природы и аквакультуры.

Накопленный опыт делает поведение многих промысловых рыб предсказуемым, хотя в ряде случаев не делает его менее загадочным. Мы знаем пути миграций многих промысловых рыб, время и места их скоплений, нереста, нагула, зимовок. Это позволяет рационально распределять промысловые усилия, разрабатывать орудия и способы лова, планировать распределение рыболовного флота и рыбообрабатывающих предприятий. Знание поведения позволяет успешно выращивать большие количества товарной рыбы и посадочного материала для зарыбления водоёмов. Однако, во многих промышленных ситуациях поведение рыб остаётся непредсказуемым. Борис Пшеничный (1981, стр. 51) писал, что «...в ряде районов промысловые скопления рыб часто бывают неустойчивыми — то появляются в значительных количествах, то исчезают без видимых причин». Г.В. Зуев и Л.П. Салахова (1970, стр. 233) наблюдая промысел заурид в Аденском заливе писали: «Эти скопления держались несколько дней и исчезали так же неожиданно, как и появлялись».

Мы пока не всегда можем вразумительно объяснить способы ориентации рыб в среде с ограниченной видимостью, мотивы их поведенческих реакций, пластичность и консервативность их поведения. Поэтому наряду с экспериментальными исследованиями, направленными на выяснение общих и частных закономерностей поведения, остаётся актуальным собирание и систематизация конкретной информации о важных объектах промысла и аквакультуры.

Поразительно, что существа с мозгом величиной в горошину, а то и вообще обнаруживаемым только под микроскопом демонстрируют весьма сложное целесообразное поведение. У рыб проявляется, выражаясь бытовым языком, и ненависть, и симпатия, и страх, и чувство собственности, и чадолюбие, и привязанность к «дому», и коллективизм, и мизантропия, да и вообще многие чувства, которые владеют «человеком мудрым». Поэтому стараясь понять различные модусы поведения рыб следует мысленно ставить себя на их место.

Объектами крупномасштабного морского промысла, а также объектами местного значения, любительского промысла и товарного выращивания являются рыбы разных систематических групп. Это морские: тресковые (минтай, треска, пикша, сайда, сайка, мерланг, путассу, мерлузы), сельдёвые (океанические сельди, проходные сельди, сардины, анчоусы, шпроты, тюльки), скумбрии, ставридовые, многообразные камбаловые, терпуги, морские окуни, разнообразные бычки, осетровые, акулы, скаты, миноги. При пресноводном промысле большое значение имеют: карповые (лещ, вобла, плотва, чехонь, язь, укляя, линь, сазан-каarp, караси, толстолобики, амуры), пресноводные окунеобразные (речной окунь, судаки, ерши), пресноводные осетровые (стерлядь, калуга, осетры). Значительные уловы дают или могут давать проходные и полупроходные виды (осетровые, лососи, вобла, проходные сельди, угри).

По многообразию мест обитания их можно разделить на:
донных, придонных и пелагических,

тепловодных и холодноводных,
прибрежных и рыб открытых вод,
пресноводных, морских и проходных,
предпочитающих сложный рельеф или открытые монотонные
участки,

рыб поверхностных слоёв, средних глубин и глубоководных.

В то же время, промысловые виды в онтогенезе могут коренным образом менять образ жизни и условия обитания.

По особенности движения и подвижности рыбы различаются способами и скоростью плавания, подвижностью, физической выносливостью.

По социальной организации промысловые рыбы могут выступать в течение всей жизни или на некоторых этапах как одиночные, парные и стайные. Внутривидовые взаимоотношения могут характеризоваться как «эквипотенциальность», иерархические отношения, «резидентность», агрессивность и терпимость.

По особенностям размножения рыбы могут быть весенне-, летне-, осенне- и зимне-нерестующими. Нерест может происходить в морской или пресной воде, в пелагиали и на дне. Икра может откладываться на различные субстраты (фитофилы, псаммофилы, литофилы, остракофилы и др.) или вымётываться в водной толще (пелагофилы). При размножении может наблюдаться как простое, так и очень сложное поведение, включая ухаживание, гнездостроение, внешнее и внутреннее оплодотворение, забота о потомстве, живорождение.

По объектам и способам питания рыбы могут быть хищными (питающимися крупными объектами), «мирными» (питающимися беспозвоночными и растительностью), детритофагами и даже могут питаться паразитами других рыб. Объекты и способы питания естественным образом меняются по мере роста от личинки до взрослого состояния.

Из типичных модусов поведения складывается образ жизни рыб.

Для вида характерен определённый **ареал обитания** с некоторыми гидрологическими условиями – сезонной динамикой и стратификацией температур, пределами солёности, течениями, биомассой кормовых объектов, условиями для размножения и выживания молоди. Многие массовые объекты промысла имеют очень широкий непрерывный ареал обитания (сардины, океанические сельди, ставриды, скумбрии, сайра). Широкие ареалы ряда важных промысловых видов разделяются на более или менее локальные географические районы, в которых обитают «единицы запаса». Таковы локальные группировки минтая в Охотском, Беринговом и Японском морях, треска СЗ Атлантики и Баренцева моря, норвежская и исландская атлантическая сельдь. Такие «единицы запаса» имеют отдельные постоянные места нереста и нагула, трассы и сроки миграций. Особи разных стад лососей могут нагуливаться в одних и тех же акваториях, но расходиться для нереста в пресноводные водоёмы отстоящие друг от друга на тысячи километров.

Ареал обитания может существенно меняться в зависимости от гидрологических условий и флуктуаций численности. Высокая численность может вести к «выдавливанию» части популяции в нетипичные области вплоть до образования «псевдопопуляций». Известно выселение неритической чилийско-перуанской ставрды при всплеске численности в открытый океан (Парин, 1988), выселение на северо-восток части популяции морского окуня моря Ирмингера, выселение южной путассу из неритических зон Патагонии и Новой Зеландии. Обсуждая распространение видов рыб открытого океана Н.В. Парин (1988) замечает, что оно «определяется главным образом температурой воды». Ареал широко распространенных бореально-нотальных видов может быть разделен тропическими водами, как в случае гигантских акул. Рыбы водоёмов бореальных областей летом живут при довольно высоких температурах, а зимой вынуждены обитать в очень холодной воде.

Разнообразно, а в ряде случаев, переменчиво отношение рыб к солёности (рыбы гипергалинных озёр, морские, солоноватоводные, эвригалинные, проходные, полупроходные, чисто пресноводные).

Образ жизни рыб характеризуется специфическими биотопами. При подводных наблюдениях рыбы довольно четко делятся по обычному расположению относительно дна: 1) на грунте, 2) в полуметре от дна, 3) в толще воды, 4) у поверхности (Выскребенцев, Сафонов, Орлов 1985). В то же время, такое деление может иметь разный смысл в зависимости от глубины водоёма и склонности к вертикальным миграциям. Привязанность к разным глубинам может изменяться в ходе онтогенеза.

Рассматривая обитателей коралловых рифов Красного моря А. Силотти (2003) различает «платформу» – плоскую часть рифа от берега до обрыва, «пещеры» на обрыве, «склон» обрыва, «песчаную отмель» обычно на глубине 5-10 м и «внешний склон», уводящий на большую глубину. Разные рыбы рифа тяготеют к разным его частям. Рыбы-бабочки как правило встречаются на «платформе» и у «склона». Приакантусы, бычеглазы, групперы часто обитают в «пещерах» – во всяком случае днём. Луцианы придерживаются «склона» и «внешнего склона». На побережье Сахалина во многих местах заросшая водорослями мелководная (до 1 м) литораль шириной в несколько десятков метров ограничивается каменистым рифом, за которым следует более глубокая сублитораль, часто заросшая ламинарией. Днём на литорали остаются малоротые корюшки, бычки и другие мелкие зарослевые рыбы. Ночью, на богатую бентофауну литораль, выходят камбалы, навага, терпуги и другие более крупные рыбы. Специфическая ихтиофауна характерна для обширных песчаных литоралей – камбаловые, бычковые, подвижные стайные рыбы.

Многие донные рыбы или всю жизнь, или некоторый период времени бывают привязаны к определённой территории. Крайним проявлением такой привязанности являются охраняемые «домашние» участки одиночных «резидентов», связанные с питанием, наличием убежища, «соображениями» ориентации. Убежища служат некоторым рыбам для защиты от хищников и как места засад.

2. ИЗМЕНЕНИЕ ПОВЕДЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Свободным эмбрионом называется рыбка в течение нескольких суток после вылупления из икорной оболочки. У крупных лососей, форелей и гольцов икра развивается в грунте. Описаны кладки икры без закапывания у американской озерной палии *Salvelinus namaycush* (Carey, 1985). По всей вероятности не закапывают икру мелкие вариететы мальмы *S. malma* и форелей. Свободные эмбрионы всех видов лососевых обладают подвижностью и чётким отрицательным фототаксисом. Оказавшись на свету они активно внедряются в грунт на глубину до 20 см. Свободные эмбрионы кижуча через несколько минут после помещения в отгороженный в русле ручья вольер оказывались снаружи от вкопанной доски. В ночное время свободные эмбрионы могут выходить на поверхность (Carey, Noakes, 1981). При невозможности внедриться в грунт (в рыбоводных лотках) они массами скапливаются в наиболее затененных местах. Там, где им «не нравится» они движутся, там, где условия комфортные – они успокаиваются. Через 15-30 сут отрицательный фототаксис пропадает и они равномерно распределяются по аквариуму.

Свободные эмбрионы фитофильных карповых рыб имеют положительный фототаксис, но слабую плавательную способность. Благодаря наличию клейкой железы они стремятся повиснуть на водных растениях и продолжить развитие до стадии подвижной личинки в приемлемых кислородных условиях.

Свободные эмбрионы щуки при наблюдении в бассейне 3-4 сут лежат на дне на боку, затем собираются у водоподачи (положительный реотаксис), ещё через 2-3 сут (личинки) распределяются по дну. В это время личинки должны набрать воздуха с поверхности для заполнения плавательного пузыря. Если этого не происходит личинка гибнет. Пробивание поверхностной плёнки требует усилий и занимает до 10 мин. После этого личинки отдыхают до 8 ч, а затем проявляют двигательную активность (Colesante, 1977). По мере роста увеличивается склонность к рассредоточению. Свободные эмбрионы пелагофилов сразу становятся элементами ихтиопланктона благодаря плавучести, обеспечиваемой наличием жировой капли или обводнению, а также в результате нереста в условиях турбулентции.

Личинки большинства рыб пелагические, подвижные. Исследования ихтиопланктона зал. Петра Великого (Елур, Баланов, 2015)

показали, что в пелагиали обитают не только личинки видов нерестующих в толще воды (анчоус, сардина, сайра, кефаль, минтай), но представителей нерестующих на дне и даже охраняющих гнёзда (бычки, терпуги) и живородящих морских окуней. Мальки донных рыб после прохождения личиночных стадий опускаются ко дну. Личинки многих морских рыб обладают пловучестью благодаря наличию жировой капли или сильному обводнению. Личинки рыб континентальных водоёмов приобретают нейтральную пловучесть, заглатывая воздух у поверхности. Зрение личинок позволяет им начать охоту на планктон при наличии достаточного освещения. Поэтому личинки большинства видов обитают в фотическом слое и даже у самой поверхности. У личинок наблюдается постепенное усложнение поведения. Личинки лососевых плавают в толще воды опускаясь ко дну при испуге (Dill, 1977). Горбуша на этой стадии уже начинает катадромную миграцию к морю – сначала по ночам, затем и в светлое время суток. Исследование раннего периода жизни горбуши (1-37 сут) показало (Godin, 1980), что уже через трое суток наблюдается активное движение и образование поляризованных стаяк распадающихся при ночной освещенности (менее 1 люкса).

У ряда видов (камбаловые, угри, сельдевые, миноги) личиночный период затягивается на длительное время и сама личинка сильно отличается от малька. Личинки камбал симметричны и ведут пелагический образ жизни достигая размера 1-2 см. Личинки угрей и некоторых сельдеобразных проходят стадию плоского лептоцефала. Червеобразные личинки миног, т.н. пескоройки, несколько лет проводят в илито-песчаном грунте. Мелкие личинки в пелагиали составляют «ихтиопланктон» – они не способны к масштабным активным перемещениям и разносятся течениями. Личинки большинства видов встречаются стаями, причем с явно выраженным стремлением к зрительному контакту. Личинки многих проходных рыб в реках испытывают положительный реотаксис и скатываются по течению в море (белуга, севрюга, проходные сельдевые). Во время личиночного периода гибнет большинство особей (90% и более) по причине их доступности различным пожирателям (рыбам и беспозвоночным), а также в результате физиологического и поведенческого несовершенства в отношении питания. Личинки превращаются в мальков отличающихся по форме от взрослых только размером. Мальками обычно называют неполовозрелых рыб пока они во много раз меньше чем впервые созревающие особи.

Мальковый период жизни многих рыб изучен довольно подробно, так как предопределил доступность мальков для наблюдений и экспериментов. Кроме того, это важно для рыбоводства и охраны запасов. В отличие от личинок мальки становятся элементом нектона – не только разносятся течениями, но могут активно распространяться по акватории. Мальки проходных и полупроходных рыб от нескольких месяцев до нескольких лет обитают в реках и озёрах, а потом «со-

вершают катадромную миграцию» – скатываются в море. Они испытывают некоторый гормональный стимул, побуждающий их к скату в море. Это явление у лососей принято называть смолтификацией – превращение «пестрятки» в «смолта» – серебрянку. Пестрятки сёмги, кижуча, симы при смолтификации теряют характерную пятнистость и способность менять окраску в зависимости от цвета дна, становятся серебрянками. Поведение их коренным образом меняется. Из донных, одиночных, агрессивных резидентов они превращаются в стайных рыб-бок держащихся в толще водотока. Если в состоянии пестрятки они при спугивании затаивались в убежище (даже под одеждой ныряльщика), или уходили вверх по течению, то в состоянии серебрянки они держались на границе видимости от подводного наблюдателя, при спугивании стайей уходили вниз по течению. Скату серебрянок способствует и резкое снижение способности противостоять течению по сравнению с пестрятками (Veselov et al., 1998). Это является или результатом уменьшения выносливости при перестройке организма, или это ослабление поведенческой мотивации к преодолению течения. У мальков других проходных рыб (осетровые, проходные сельди, вобла, тарань) внешние изменения не так заметны, но они также на определённой стадии развития демонстрируют стремление к катадромной миграции.

Подросших мальков часто называют **молодь**. Молодь постепенно достигает размера характерного для полового созревания и так называемого «промыслового размера». К этому возрасту формируется поведенческий статус, который характеризует для нас данный вид – хищники, планктофаги, донные, эпипелагические, стайные, одиночные и т. п. Неполовозрелыми рыбы могут быть в течение нескольких лет, совершая нагульные и зимовальные миграции. Молодь дальневосточных лососей может совершать «ложную нерестовую миграцию» вместе с половозрелыми особями (Яржомбек, Абрамов, 2014). Некоторое количество неполовозрелой молоди сельди, минтая подходит к нерестилищам вместе с производителями.

Прибрежный морской период мальков проходных лососей после ската исследован В.И. Карпенко (1998). В тихое, не штормовое время плотные стайки мальков горбуши и кеты можно встретить как у уреза воды, так и на отмелях литорали. Молодь различных видов лососей улавливается прибрежной волокушей, но через месяц или более откочевывает в открытое море (Карпенко, 1998, Ерохин, Шершнева, 2005). Молодь в течение первого лета осуществляет весьма масштабные перемещения связанные с концентрацией кормового планктона и сезонной динамикой температуры поверхности водных масс, в частности с севера на юг Охотского моря. Зимовать молодь уходит из холодного Охотского моря в более тёплый Тихий океан.

Во время нагула в море проходные лососи по-видимому выступают как одиночные равнодушные друг к другу индивиды с собственными миграционными устремлениями. В открытом море лососи, во время малькового периода бывшие придонными резидентами (сёмга, кижуч,

сима, чавыча) становятся обитателями эпипелагиали с выраженными суточными вертикальными миграциями. В ходе онтогенеза у многих видов наблюдаются изменения предпочтения условий внешней среды: тигмотаксис – стремление касаться дна, фототаксис – отношение к освещенности, термопреферендум – выбор определённой температуры, галопреферендум – предпочтение определённой солёности.

Предпочтение определённой солёности обнаруживается в естественных условиях. Тарань в Азовском море придерживается водных масс с солёностью «физиологического раствора» – порядка 5-7‰, избегая вод с солёностью даже 11‰. Волжская вобла в Каспийском море движется преимущественно вдоль западного побережья Северного Каспия по пути распространения волжской воды. В опресненных участках Балтики, Каспия обитают вполне пресноводные рыбы – лещ, сом, щука, судак. Треска в оз. Могильное на острове Кильдин избегает верхних, более пресных вод. Мальки проходных лососевых при наступлении поклатной стадии предпочитают солёную воду пресной.

Тигмотаксис – стремление касаться дна или другой твёрдой поверхности характерно для рыб живущих на дне. А.О Касумян (2011) отмечает одновременное исчезновение положительного тигмотаксиса и отрицательного фототаксиса у личинок лососевых через несколько недель после вылупления.

3. СПОСОБЫ ПОЛУЧЕНИЯ СВЕДЕНИЙ О ПОВЕДЕНИИ РЫБ

Опыт промысловиков и научных работников занимающихся оценкой промысловой биомассы, изучением поведения рыб при различных способах лова, изучением особенностей поведения разных рыб в естественных условиях, при добыче разными орудиями лова, в искусственно создаваемых условиях доставляет сведения о поведении промысловых рыб. Это район обитания и изменения в течение года, предпочитаемые глубины, температуры, подводные пейзажи, заросли и грунты (для донных) и их изменения в течение онтогенеза, времени года, времени суток, полового цикла – эпипелагиаль, мезопелагиаль, литораль, мезобенталь и т.п., сроки и пути миграций, условия нагула, зимовки и нереста, места скоплений, реакция на орудия лова (тралы, снюрреводы, ставные орудия, жаберные сети, крючковые снасти).

С помощью **мечения** изучаются миграции рыб и локальные перемещения. Использование миниатюрных прикрепляемых ультразвуковых и радио-датчиков и приёмников позволят проследивать траектории, скорости, глубину, характеристики окружающей среды помеченной рыбы (Малинин, Поддубный, Малинин 1988, Yuen 1970, Ogura, 1994, Lacroix, 2013, 2014 Davidsen et al., 2014).

Надводные наблюдения через поверхность воды проводятся там, где позволяет глубина и прозрачность воды. В ручьях, речных, озёрных и морских заводях и мелководьях, а также с лодки малоподвижный исследователь может наблюдать, фотографировать и делать киносъёмки распределения и поведения рыб через поверхность воды (Mathisen, 1962, Becker, 1962, Kubo, 1967, Веселов, 1996, Яржомбек и Самарский, 2003, Яржомбек и Нестеров, 2007, Яржомбек и Бадулин 2008). Ограничения связаны с прозрачностью воды, волнением и рябью на поверхности, с зеркальными свойствами поверхности воды. Иногда помощь в этом отношении может быть получена при использовании «корейского окна». Рябь, вызванную турбулентностью потока, Беккер (Becker, 1962) уменьшал ограждая поле зрения плавающими барьерами. С высоты человеческого роста область наблюдений даже при отсутствии ряби и волнения ограничивается несколькими метрами из-за зеркального эффекта. Увеличить площадь обзора можно, если наблюдения или съёмки проводить с большей высоты – с крутых берегов, пирса, борта судна (Пупышев, 1978) мостов (Яржомбек, Бадулин, 2007), специаль-

ных сооружений. В.А. Паренский (1992) сооружал небольшую вышку наблюдая нерестовое поведение лососей. Фотокамеру, используя автоматический режим съемки, можно поднять над наблюдаемым пространством на штанге, песте, удочке, растяжке, воздушном шаре, змее, беспилотном летательном аппарате. Сам наблюдатель может быть поднят на буксируемом парашюте. Довольно широкое распространение получили наблюдения и фотосъемки с самолётов и вертолётв. Вода под поверхностью становится недоступной наблюдению при угле зрения приблизительно 45° и более. С высоты человеческого роста зоной наблюдения является окружность площадью порядка 9 м^2 , с берега вполвину меньше. Уже при высоте точки наблюдения 3 м, площадь возможного наблю-



Рис. 3.1. Приёмы фотографирования и наблюдения рыб через вповерхность воды: а – воздушный шар с кассетой для фотоаппарата; б – фотоаппарат над «тропой» горбуши; в – фотокамера на песте; г – фото с буксируемого парашюта; д – вышка для слежения за подходом тунцов (Kyle, 1926); е – вышка Э.Л. Бакштанского над лососевой речкой на Кольском полуострове

Рис. 3.2. Фото с привязного шара участка литорали Охотского моря. Видна браконьерская сеть, в которую ночью попала стая кеты, шедшая к устью протоки лагуны Тунайча (ЮВ Сахалин). Виден оператор и шнур, на котором держится гелиевый баллон с фотоаппаратом, работающим в режиме интервальной съёмки



дения увеличивается почти до 30 м², 10 м – 300 м², 50 м – более 7000 м², 100 м – гектар (рис. 3.1, 3.2). С давних времен известны вышки слежения за подходом тунцов, вышки на черноморских кефалевых неводах.

В условиях темноты или недостаточного освещения возможно фотографировать и снимать видео с внешним и подводным освещением (Яржомбек, Бадулин, 2008). Имеется большой опыт авианаблюдений косяков промысловых рыб в море, нерестилищ сельди в прибрежье (Смирнов, 2014), ходовых лососей в реках ДВ и на нерестилищах (Крогиус, Остроумов, 1961, Евзеров, 1973). Имеется опыт авианаблюдений и других способов наблюдений через поверхность воды за ихтиофауной эпипелагиали и литорали (Черноок, Забавников, 1997, Пастырев, 2007).

Подводные наблюдения выполняются исследователями. А.Д. Мочек (1987) подробно описал приёмы подводных исследований рыб прибрежья Белого, Черного и Красного морей с применением водолазного снаряжения. Довольно доступны наблюдениям в естественной среде рыбы мелководий – морской и пресноводной литорали. Много исследований проведено в естественной среде на рыбах коралловых рифов в тёплых морях при комфортных для дайвинга условиях. Некоторые стойкие дайверы, например, А.Д. Мочек (1987), С.М. Русяев (2011) исследовали поведение рыб и в наших холодных морях, таких как Белое, Баренцево. Большая часть исследований проведена в прибрежьях, но некоторое количество подводных наблюдений проведено наиболее отважными ныряльщиками и в открытом море, например, В.Н. Пупышев (1987).

Получены важные сведения о поведении рыб:

объекты и динамика питания в течение года и в ходе полового цикла; нерест (сезон, глубина, температура, субстрат, взаимоотношения особей во время спаривания и нереста);

социальная организация (стайность, одиночность, иерархические отношения), привязанность к определённому участку;

реакция на различные факторы, определяемые органами чувств (зрение, обоняние, слух, тактильная чувствительность, электрочувствительность, магнитная чувствительность);

миграции (вертикальные и горизонтальные перемещения);
подвижность и местные перемещения;
тактика питания;
тактика поведения при общении с хищниками и жертвами.

Фотокамера может быть опущена под воду на штанге, например, под лёд. Под воду опускается видеокамера с записью или выводом изображения на монитор. Имеется опыт использования погружаемых под воду перископов. Значительное количество сведений получено водолазами, ныряльщиками, в т.ч. с применением боксированных и водонепроницаемых фото- и видео-камер (Гершанович, Федоров, 1989, Roberts, Hirshfeld, 2004).

Подводные наблюдения через иллюминаторы подводных аппаратов на больших глубинах проводились Ж.-И. Кусто и И. Паккали (1983), М.Л. Заферманом (1969), Л.И. Серебровым (2000), В.К. Коротковым (1991), Б.В. Выхребенцевым, Н.В. Сафоновым и А.Н. Орловым (1985), участниками экспедиций на переоборудованной подводной лодке Северянка (Зайцев, Радаков, 1960, Ажажа, 1977). В настоящее время по телевидению транслируются снятые под водой прекрасные фильмы о поведении рыб – по большей части это достижения профессиональных операторов, а не исследователей.

В связи с развитием техники и электроники появляются сообщения о стационарных подводных необитаемых «обсерваториях» стабильных кроме гидрологических приборов (температура, солёность, кислород, мутность) также автоматической видеоаппаратурой (Matabos et al., 2015).

Использование ультразвука и лазера позволяет лоцировать отдельных рыб и их скопления в пелагиали, оценивать размер особей, численность скоплений, глубину обитания, двигательную реакцию на приближение судна, орудия лова, скорости вертикального и горизонтального перемещения (Юданов, 2002, Robertis, Handergard, 2013). Перемещение мальков и взрослых лососей в реке фиксировали А.И. Дергев с сотр. (2012). В.И. Кудрявцев (2013) сделал обзор использования современных УЗ-устройств в рыбохозяйственных исследованиях.

Монохромный свет сине-зелёной части спектра проникает сквозь границу воздуха и воды и просвечивая водную толщу до глубины порядка 50 м отражается от подводных объектов. Это позволяет проводить лазерное сканирование и получать изображения стай и даже отдельных рыб с пролетающего самолёта (Кудрявцев, 2013).

Экспериментальные установки широко используются для непосредственных наблюдений, фотографирования, киносъемок, хронометража и актографии в условиях аквариумов, бассейнов, аквапарков. Для «актографии» используются аквариумы разных размеров и формы, создаются различные лабиринты, «челночные камеры», гидродинамические установки (трубы, каналы, манежи, оптомоторные барабаны и т. п.) (Яржомбек, Кляшторин, 1972, Яржомбек, 1974, Жуйков, 1876, Лещева, Жуйков, 1998).

4. БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ АКТИВНОСТИ

Ритмы (регулярные явления) жизнедеятельности имеют различные модальности связанные с сезонами, чередованием дня и ночи, приливо-отливными явлениями, лунным циклом, эндогенными циклическими явлениями.

В бореальных областях с ярко выраженными **сезонными** колебаниями температуры воды кормовая активность большинства массовых промысловых рыб, обеспечивающая нагул и рост приходится на тёплое время года. Наоборот, некоторые, холодноводные по своему происхождению виды более активны в зимнее время – налим, навага, сайка.

В отличие от многих тропических рыб нерест, как правило, приурочен к определённому сезону – весне, лету, осени и даже зиме.

По циркадной (суточной), прежде всего пищепоисковой активности рыбы могут быть разделены на дневных, сумеречных и ночных (Мочек, 1987). Ночные виды в светлое время суток находятся в убежищах, укрытиях, затененных участках, в глубине, малоподвижны: угри, скорпена, морской налим, коралловые рыбки-кардиналы, минога, жаба-рыба (*Opsanus tau*), полосатая собачка (*Chasmodes hosculanus*), миксина. Ряд мелких стайных рыб (харенгулы, манхуа, атериноморфус) в дневное время образуют плотные защитные стаи в затененных местах и на отмелях. В тёмное время они находятся в более разреженном состоянии и охотятся на зоопланктон, который по ночам также поднимается к поверхности и приближается к берегам. Отмечается наличие ночной активности на определенных стадиях развития. Мальки речного окуня в отличие от крупных, демонстрировали активность ночью, выходя из-под пресса дневных хищников – щук и крупных окуней. Пресноводные миноги активны по ночам во время нерестового периода, летом же активны и днём (Sjoberg, 1977). Ночная активность неполовозрелых угрей сменяется круглосуточной у созревающих катадромных особей (Van Veen, Andersson, 1982). У полярного налима летом имеет место ночная активность, а зимой она меняется на дневную (Kroneld, 1974). Миссисипский планктофаг-веслонос в демонстрационном аквариуме двигался постоянно и днём и ночью (Schroder, 1972).

У большинства рыб двигательная пищепоисковая активность наблюдается в сумеречные предзакатные и закатные часы (речной окунь, окунь-солнечник, малоротый окунь, черный морской окунь, судак, сомик-икталурус, карповые).

Дневная активность характерна для морских хищников-кочевников (каранксы, ставриды, сарганы, барракуды). В Черном море дневными рыбами являются губановые (зеленушки, рулены, перепёлки), барабули. Мальки проходных лососей в ручьях проявляют пищевую активность днём.

Суточные ритмы активности вызваны главным образом динамикой естественной освещенности. При содержании радужной форели в условиях полной темноты характерный ритм её активности пропадал, то есть он не был эндогенным (Bachman, Reynolds, Casterlin, 1979). Однако, в ряде случаев обнаруживается наличие суточных ритмов не нарушаемых изменением динамики освещенности. Возможно, достаточно длительное обитание в условиях некоторой динамики освещенности ведёт к выработке определённого стереотипа поведения. Как суточную, так и сезонную динамику двигательной активности ручьевой форели описали Ф. Холлидей и сотрудники (Holliday et al., 1974). Максимальная сезонная активность и наибольшие домашние участки имели место в марте. В течение суток активность повышалась в сумерках и на рассвете. При исследовании пестряток сёмги в условиях естественной суточной динамики освещения 10 особей из 16 демонстрировали ночную активность, а 6 дневную. При постоянном освещении суточный ритм двигательной активности исчезал, а при постоянной темноте проявлялся нечетко. Шестичасовое смещение ритма освещенности сдвигало суточный ритм (Varelli, Macleave, 1974).

В течение суток в связи с изменением освещенности наблюдаются изменения в глубине обитания и стайности пелагических рыб. В ночное время пропадает или кардинальным образом затрудняется визуальный контакт между рыбами в стаях. Стаи распадаются или становятся более рыхлыми, большие косяки распадаются на мелкие стайки (ставрида, корюшка, ряпушка, минтай). Пелагические и даже придонно-пелагические рыбы совершают ежесуточные вертикальные перемещения – днём в глубину, ночью к поверхности, как полагают в связи с перемещением скоплений кормового планктона и нектона. С.Г. Зуссер (1970) указывает, что в разных широтных поясах утренний подъём к поверхности и вечернее заглубление пелагических рыб имеет разную динамику. В северо-бореальной области эти перемещения длятся 3-5 ч, в южно-бореальной 1-2 ч, в тропической 15-20 мин – возможно по причине разной продолжительности сумерек. Ставрида перед восходом солнца опускается на глубину со скоростью 4-9 см/с, образуя у самого дна довольно плотные стаи, пригодные для облова тралом. С заходом солнца она поднимается в верхние горизонты (20-70м) также со скоростью 5-9 см/с, но в безлунные ночи и в пасмурную погоду поднимается к самой поверхности, изменяется структура стай. Начало вертикального перемещения может быть более быстрым и постепенно замедляться (Коротков, 1998). То же известно о суточных перемещениях скумбрии, сайки, светящихся анчоусов, путассу, макруров, мойвы и питающейся мойвой трески, анчоуса, и питающегося им хека.

На литорали зал. Анива (Южный Сахалин) днём на мелководье оставались только бычки и стаи малоротой корюшки. Ночью в ловуш-

ки попадали камбалы, терпуги и наваги. У донных и придонных рыб в течение суток наблюдается изменение двигательной, в основном поисковой активности. Ряд рыб, таких как налим, речной угорь вообще являются ночными хищниками. Днём они обитают в убежищах, а ночью охотятся пользуясь по-видимому в основном обонятельными и тактильными рецепторами. Днём в зал. Балтики (почти пресноводном) в районе Тыстамаа угрей увидеть не удаётся, хотя ночью они ловятся.

Широко известно, что охотничья и поисковая активность рыб приурочена ко времени низкой, сумеречной освещенности при рассвете и закате. В это время зрительные возможности более крупных рыб превышают таковые их жертв и делают охоту более успешной, чем при высокой освещенности и при полной темноте.

М. Огура (Ogura, 1994) сообщает, что дальневосточные лососи при миграции днём находятся на глубинах от 9 до 50 м, ночью от 0 до 20 м (рис. 4.1).

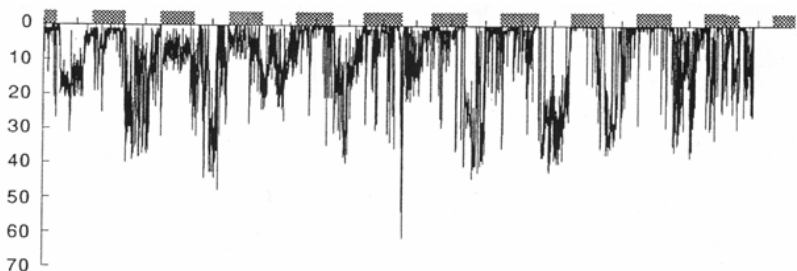


Рис. 4.1. Суточная ритмика глубины обитания океанской кеты в сентябре

У дневных рыб ночью наблюдается состояние похожее на сон. Донные рыбы пребывают в неподвижности на дне или в убежищах. Ряд пелагических рыб «спит» прямо в пелагиали (атерина, анчоус спаровые, сельдь) (Guldenschuh, 1981).

Через иллюминаторы подводной лодки «Северянка» исследователи наблюдали ночной «сон» беломорской сельди. На фотографиях особи ориентированы в пространстве беспорядочно, частью брюхом кверху.

У многих «дневных» рыб наблюдается или полный покой или очень сильное понижение двигательной активности. Покой наблюдается при наступлении темноты и до предрассветного времени. «Сон» наблюдался по ночам у некоторых акул, причем они могут «спать» в пещерах, где им не нужно поддерживать плавательную активность (Кусто, Паккале, 1982). При помощи электро-физиологических исследований обнаружено два типа покоя. Один из них, сопровождающийся понижением сердечной и дыхательной деятельности напоминает сон высших животных (Карманова, Тишков, Попова, 1976). Даже освещение не сразу вызывает их двигательную активность. Другие рыбы, например, карпы, тиляпии просто находятся в некотором заторможенном состоянии с пониженной двигательной и дыхательной активностью.

5. МИГРАЦИИ И ДРУГИЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ В ПРОСТРАНСТВЕ

Миграциями называют целесообразные перемещения рыб в водоёмах на самые различные по протяженности расстояния. У большинства промысловых рыб имеются особые нерестовые, нагульные и зимовальные участки, перемещение между которыми называют нерестовыми, нагульными и зимовальными миграциями. Перемещения в естественной среде исследуются различными методами. Интерес представляют конечные пункты, сроки, пути и скорости перемещений.

Изменение района уловов даёт представление о перемещении основной массы рыб. Скорость подъёма кеты вверх по течению Амура определялась по датам и местам появления рыбы в уловах (Б.П. Пентегов с сотрудниками 1928). Маршрут перемещения молоди лососей в Охотском море определён по смещению точек максимальных уловов разноглубинным тралом (Старовойтов, Шейбак, 2010). Имеется множество примеров определения миграций массовых промысловых рыб – сельдей, трески, минтая, ставриды и др. по изменению мест эффективного промысла. Скорость миграций как правило ограничивается величиной порядка одной длины тела в секунду.

Мечение рыб – обычный приём изучения миграций и местных перемещений. При рассмотрении данных о вторичной поимке меченых рыб получают данные о расстоянии, на которое сместилась рыба от точки мечения, хотя действительные траектории и скорости плавания остаются неизвестными. Так анализ перемещения баренцевоморской трески показал, что при нерестовых и нагульных миграциях она смещается не более чем на 10-12 км в сутки. При исследовании с применением мечения в Японском море были получены следующие показатели перемещения за сутки от места выпуска после мечения: половозрелый угай перемещался в сутки в среднем на 5,3 км, нагульный угай на 0,1-0,5 км, половозрелая звездчатая камбала на 0,15 км, посленерестовая камбала на 0,4-0,5 км, зимующая камбала на 0,04 км. Небольшие расстояния между точками выпуска и вторичного вылова указывают на привязанность к определённом месту. Если движение не было прямым, то скорость была больше.

Данные об идущих на нерест лососях, после выбора данных о наиболее коротких промежутках времени между выпуском и поимкой в районе нерестилищ показали, что с расчетной скоростью порядка

50 км/сутки лососи должны были бы плыть к нерестовой реке по трассе близкой к прямолинейной, что совершенно удивительно. Кета помеченная в Беринговом море 4 июля за 100 дней проплыла до зал. Петра Великого в Приморье 3500 км (по прямой) со средней скоростью 0,405 м/с, т.е. со скоростью близкой к максимально возможной, иными словами, почти без рысканий (Горюхин, Коновалов, 2010). Во время этого рейда она охотилась и выросла на 5,5 см. Для того, чтобы проложить такой курс, штурману необходима достаточно подробная карта и другие приспособления. Поистине удивительное и пока малопонятное явление!

Мечение рыб ультразвуковыми излучателями позволяет проследить траектории и скорости перемещения в реках, водохранилищах и морях. Установлено, что половозрелые нагуливающиеся лососи в море движутся в отличие от идущих на нерест по сложным траекториям. Пелагида за ночь уходит на 25-106 км и утром возвращается на банку. В течение 5 мес прослеживалось перемещение покатников кумжи с ультразвуковыми излучателями в реке, в эстуарии и в море, разместив в местах возможного перемещения рыб стационарные приёмники. Эта методика использовалась для изучения миграций половозрелой и ювенильной ньюфаундлендской трески (Morris et al. 2014). Получены многочисленные сведения о миграционных путях пресноводных рыб (Поддубный и Малинин, 1988, Павлов и Скоробогатов, 2014). Технический уровень современных исследований позволяет проводить длительное слежение за мигрирующими рыбами со спутников с применением сложных прикрепляемых электронных устройств (Lacroix, 2013).

Гидробионты способные активно и существенно изменять своё местоположение называются нектон. Перемещаемые по воле господствующих течений – планктон. Под понятие «ихтиопланктон» попадают личинки рыб переносимые морскими течениями – минтай, треска, сельдевые, камбаловые, угри и другие важные промысловые объекты. Лептоцефалы европейского угря постепенно перемещаются в течение трёх лет на расстояние порядка 9000 км (рис 5.1) от Саргассова моря к Европе со средней скоростью порядка 10 см/с. Скорость северо-атлантического течения имеет величину от 25-50 см/с на юге до 11-19 см/с на северо-востоке. Учитывая возможное меандрирование течений, мож-

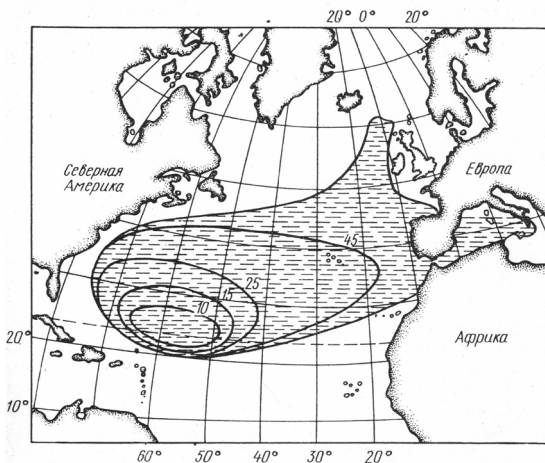


Рис. 5.1. Миграция лептоцефалов угря по мере роста, длина в мм.

но полагать, что миграция лентоцефалов носит в основном пассивный характер. Распространение сначала личинок, а потом и мальков трески от нерестилищ у берегов Норвегии к Шпицбергену определённо имеет пассивный элемент. Молодь рыб на более продвинутых стадиях развития может иметь более активное отношение к течениям. Сравнение скорости течения р. Камчатка (3-5 км/ч) и длительности ската мальков чавычи, кижуча и нерки из оз. Азабачье (35 км за 3-5 сут) показывает, что покатная молодь может заметно сопротивляться пассивному сносу или делать временные задержки.

Активные перемещения и пассивный снос могут чередоваться в ходе онтогенеза. Можно разделить активные миграции направленные к определённой цели (нерестилищу, месту нагула, зимовки) и пассивные миграции (перемещение течениями, сдвиги места обитания температурными фронтами, смещение градиентами обилия пищи, оттеснение хищниками и конкурентами). По некоторым представлениям миграции это направленные перемещения рыб, т.е. движение туда, где они уже когда-то были, в места, которые они запомнили (Jones, 1968, Morris et al., 2014). В таком случае миграция это возврат после вынужденного странствия. В этой области знаний до сих пор остаётся много неясностей. Большинство утверждений в этой связи имеют умозрительный, хотя и правдоподобный характер. Придаётся большое значение в ареалах обитания популяций океанических рыб большим (сотни километров) замкнутым вихревым течением, когда длительный пассивный дрейф приносит икру и личинок в районы с хорошими условиями для развития молоди, а повзрослев, рыба успешно проделывают обратный путь. Примерами являются атлантическая сельдь, сардины, сардинопсы, сардинеллы, камбалы, морские окуни, атлантическая треска, мерлузы, минтай, тунцы, скумбрия, ставрида и другие объекты, обеспечивающие более 60% мирового вылова. Полагают, что локальные круговые течения обеспечивают обитание камбал у берегов Западной Камчатки, в зал. Петра Великого, Бристольском заливе, зал. Терпения, морских окуней в зал. Аляска и у Северных Курил, минтая в Корейском заливе, в Анадырско-Наваринском районе, в восточной части Берингова моря. Этим представлениям соответствуют конкретные данные по ряду важных промысловых видов. Описан огромный циклонический вихрь (рис. 5.2) в море Ирмингера (Сев. Атлантика), в котором проходит жизненный цикл окуня-клювача (Мельников, 2003). Наблюдается ряд локальных группировок минтая в Беринговом море (рис 5.3) с пассивным расселением и активным возвратом на места нерестилищ. Но многие важные промысловые виды осуществляют крупномасштабные регулярные нагульные и нерестовые миграции вне связи с циклоническими и антициклоническими вихрями. Личинки, а затем мальки баренцевоморской трески уносятся течением от мест нереста у берегов Норвегии на северо-восток к Шпицбергену. Возвратиться к местам нерестилищ они могут не иначе как двигаясь против течения (рис. 5.4).

Европейский угорь в раннем онтогенезе икрой и личинками в течение трёх лет следует от Саргассова моря к берегам Старого света, где

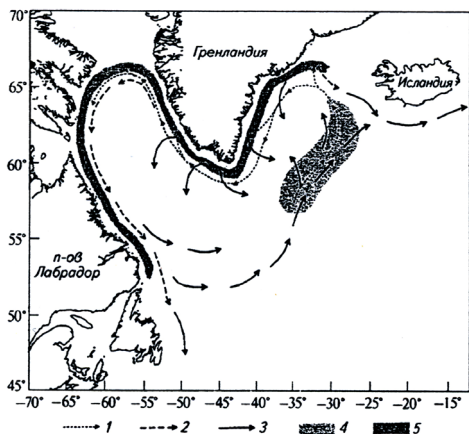


Рис. 5.2. Схема миграций окуня-кляча в Северной Атлантике (Мельников, 2003). 1 – движение личинок с течением, 2 – движение мальков, 3 – нерестовая миграция, 4 – нерестилище, 5 – район нагула половозрелых рыб

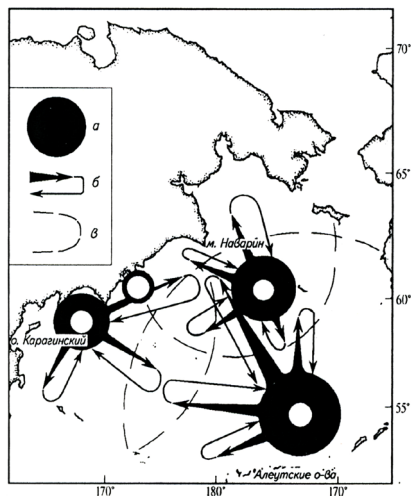
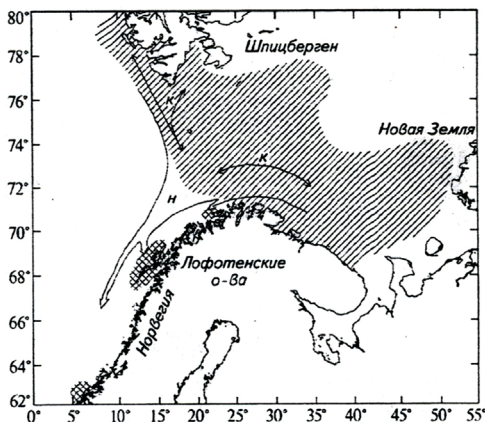


Рис. 5.3. Популяционная организация минтая Берингова моря (Датский, 2000). а – нерестовые районы, б – миграции, в – зона обитания нерестовой популяции

Рис. 5.4. Ареал обитания и миграции баренцевоморской трески (Ярагина и др., 1996)

он в пресных водах в течение нескольких лет живёт до возраста полового созревания, а потом совершает «хоуминг» – возвращение к местам рождения, пройдя в частности через Балтийское и Северное моря, Атлантический океан, двигаясь в основном против господствующих течений. Кета японских рыбозаводных заводов из рек Хоккайдо и Хонсю мальком уходит на нагул в Берингово море (более 3000 км). По пути преодолевая Курильское и Камчатское течения со скоростью порядка 20 см/с (не менее нескольких месяцев) она растёт, проводит в море совершая сезонные перемещения протяженностью в несколько сотен километров и в возрасте 3-5 лет возвращается к родным берегам, временами двигаясь в попутных течениях (Восточно-Камчатское, Ойасио).

Скат по рекам в моря мальков проходных и полупроходных рыб (лососи, осетровые, вобла, волжская сельдь) имеет в общем пассивный характер, но поведение мальков на покатной стадии способствует их благополучному сносу течением. Мальки демонстрируют положительную

реореакцию, отрываются от дна, могут плыть по течению. Стимулом к началу ската лососей являются физиологические изменения организма сопровождающиеся активацией тиреоида и функциональной перестройкой осморегуляционной системы. Внешним проявлением готовности к скату является посеребрение покровов, исчезновение пятнистости – «молтификация». В корне меняется поведение. Пропадает привязанность ко дну и агрессивная охрана участка обитания у тех видов, которым это свойственно (семга, кижуч, чавыча). Готовые к скату «смолты» в потоке движутся по течению в отличие от пестряток, которым свойственна опомоторная реакция держаться встреч течению.

Скат горбуши в море происходит в реках в раннем возрасте по ночам, когда стаи не образуются. В эстуариях рек можно встретить плывущие по течению стайки мальков горбуши в приповерхностных слоях воды, причем встречающиеся препятствия, такие как притоленные ветки они обходят сверху а не «подныривая». Скат может происходить как в стрежневой, так и в прибрежной части реки. О покатной миграции мальков кеты сообщает Ю.С. Рослый (2002, с. 185): «...в притоках Амура молодь кеты мигрирует только в ночное время, за исключением редких случаев, когда сильные паводки повышают мутность воды. В русле Амура мигрирующая молодь остается днем на мелководье». В.В. Виноградов и С.Ф. Золотухин (2007, с. 168) пишут, что «...вероятно, молодь кеты одной реки ... держится сплоченной стаей и слабо рассеивается даже после продолжительной миграции».

Выход из оз. Дальнее (Камчатка) в речку наблюдается в первой половине ночи. Рыбки скатываются плотными стаиками придерживаясь поверхности. Освещенность в «белые ночи» (в июне), по-видимому, достаточна для формирования стайного поведения. Скат из оз. Курильское (Южная Камчатка) происходит как днем, так и ночью. По реке Озерная (приблизительно 60 км) молодь скатывается по всей вероятности несколько суток, придерживаясь стрежневой части водотока. Днём на мелях ее хватают чайки (Крохин, Крогиус, 1937).

Мальки кеты и горбуши из рек Западной Камчатки, Северного Охотоморья и Сахалина концентрируются в средней части Охотского моря, постепенно уходят на юг моря. Широкомасштабные эксперименты проведенные с применением мечения отолитов на лососевых заводах Хоккайдо, Хонсю, Кунашира, Приморья, Сахалина и Магаданской области показали, что мальки горбуши и кеты после ската в море и короткого пребывания в прибрежье совершают в Охотском море миграции имеющие некоторый общий маршрут (Чистякова, Бугаев, 2013). Все они оказываются в самой южной части Охотского моря, а затем направляются на север вдоль Курил и Западной Камчатки до 550 с. ш. (траверс Большерецка). Затем они совершают широкую петлю и возвращаются в область Средних Курил.

К зиме они проходят через Курильские проливы в Тихий океан, год и более проводят в океане, передвигаясь летом на север в области высокой продуктивности кормовой базы и смещаясь на зимовку в более

южные районы и при созревании мигрируют к нерестовым рекам – по большей части осуществляя весьма определённый «хоуминг».

Нерка из оз. Курильское (ЮЗ Камчатка) в возрасте 1-2 лет (6-12 см) скатывается по р. Озерная в Охотское море. Тем же летом через Курильские проливы она уходит в Тихий океан, нагуливается на траверзе Восточной Камчатки 2-3 года и снова возвращается через Курильские проливы в Охотское море, находит устье р. Озерная и вверх по течению поднимается до оз. Курильское. Исследованы миграции азиатской нерки российских вод (рис. 5.5).

Сима с острова Хоккайдо уходит сначала вдоль восточного побережья Хонсю на юг, потом возвращается в акватории севернее Хоккайдо и после этого, прожив год или два в море созревает и осуществляет

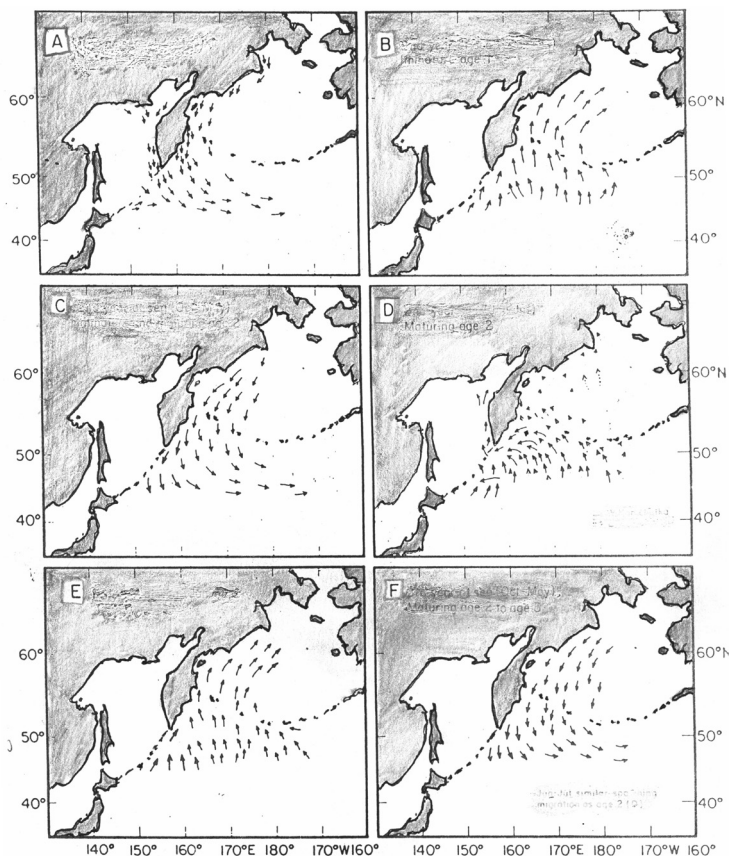


Рис.5.5. Миграции азиатской нерки во время морского периода жизни. А – первый год в море (июнь - май), В – второе лето в море (июнь - сентябрь), С – вторая зима в море (октябрь - май), D – третье лето в море (июнь - июль), Е – четвертое лето в море (июнь - сентябрь), неполовозрелые, F – третья зима в море (октябрь - май), созревающая рыба

«хоуминг». Такие же удивительные истории можно рассказать обо всех других проходных лососях. У них нет в материальном виде ни карты, ни компаса, ни часов, ни календаря. «Запаховый импринтинг» (запоминание) родных мест может играть роль только в непосредственной близости от нерестовых рек. Никакие течения им не могут быть помощниками в ориентации – одни возвращаются по течению, другие против течения и даже пересекают господствующие течения. Лососи разных нерестовых стад нагуливаются в одних и тех же акваториях «бок о бок», а созревая расходятся разными маршрутами – американские в Америку, азиатские в Азию, магаданские к Магадану, камчатские на Камчатку. Несомненно, должна существовать некая генетическая программа, руководящая их миграционным поведением. Готовые к скату мальки озёрной нерки в садке сначала «плыли» упёршись носами в борт садка в одну сторону, а потом как бы проплыв достаточное время поворачивались на 90° (Forester, 1968) и «плыли» в другую сторону (озеро имело форму буквы Г). Если принять такую гипотезу, то рыба с некоторой генетической программой миграции, будучи пересажена в другой, отдалённый водоём совершала бы совершенно нецелесообразные перемещения. К настоящему времени накоплен значительный опыт формирования стад лососей в отдалённых водоёмах – с Сахалина на Кольский полуостров, из Европы и Азии в Южную Америку и Новую Зеландию. Ограниченный успех этих мероприятий заставляет предполагать наличие такой генетической программы. Однако, в озёрах Австралии европейская форель демонстрирует регулярные нерестовые миграции – новое приобретение в поведении. Вообще, для объяснения дальних миграций можно привлечь три гипотезы: естественный ход событий детерминированный условиями обитания, генетическую память выработанную на протяжении множества поколений и личную память – «формирование внутренней карты» пройденных маршрутов. В этом случае особь должна запоминать все свои направления и длительности перемещения. С таким предположением, как и с прочими, трудно смириться. Не все рыбы обладают такой феноменальной способностью. При переносе отловленных на «домашних участках» щук балтийского побережья Швеции, стремление к возвращению наблюдалось при удалении на расстояние до 10 км. Рыбы могут смещаться под давлением различных обстоятельств – сноситься течениями, уходить из области некомфортных температур, (пассивные перемещения) и искать акватории для усиленного питания, места подходящие для нереста (активные миграции). Лососи и угри уходят на нагул от родных нерестилищ на сотни и даже тысячи километров и удивительным образом находят «родные места». Поскольку все дальневосточные лососи и угри обязательно гибнут после нереста, они не имеют ни собственного опыта, ни лидеров, которые своим примером показывали бы им правильный путь.

В сезонных «батиметрических» перемещениях камбал, терпугов, бычков – весной к прибрежным мелководьям, к зиме – на материковый склон могут играть роль температурные предпочтения.

Во многих случаях факторы, обуславливающие приход и уход рыб в районах промысла, могут быть объяснены и поняты. Весной подход косяков мойвы на нерест к берегу сопровождается активным подходом на откорм трески, пикши, сайды, зубатки, камбалы-ерша, ската, меньяка, лиманды и других промысловых объектов побережья. Хищники могут следовать за перемещающимися косяками жертв. Есть нагульные миграции, которые могут быть названы пассивными с меньшей определённой. Летние подходы тресковых к берегам наблюдаются после развития в губах и заливах макропланктонных сообществ и концентрирования на участках локальных фронтов личинок и молоди рыб.

Осенью скопления у берегов песчанки и молоди сельди привлекают косяки трески, сайды и других, придонных хищников. В зимне-весенний период (декабрь - март) в побережье Мурмана наблюдается минимальный уровень численности кормовых объектов и низкая температура. Промысловые рыбы откочевывают от берегов. Целесообразность нагульных перемещений несомненна, но непонятно «знают» ли рыбы сезонные характеристики распределения кормовых организмов или они каждый год активно ищут места для нагула.

Вертикальные перемещения, изменения глубины обитания могут иметь регулярный сезонный и суточный характер. Обитатели бореальной пелагиали при осеннем захлаживании опускаются ниже слоя гомотермии. Многие виды морских донных промысловых рыб (камбалы, палтусы, сельди, терпуги и др.) совершают сезонные изменения глубины обитания – заглубление при зимовке и выход на мелководья для нагула. Изменение глубины обитания в таком случае сопровождается горизонтальной миграцией от побережья в сторону материкового склона как правило на десятки километров.

Суточные вертикальные перемещения представляют собой изменение глубины обитания – обычно днём в глубину, ночью к поверхности. Они могут иметь разный масштаб. По данным акустических исследований (Юданов, 2002) путассу в апреле ночью находится в слое 250-300 м, а днём опускается на глубины 335-385 м. Сиги в оз. Плещеево (Malin et al., 2014) совершают суточные вертикальные миграции – при рассвете вниз, при закате вверх, однако не выходя в эпилимниум, где температура воды летом слишком высокая. Специально отмечено, что эти миграции не связаны с расположением максимальных концентраций кормовых организмов. Летом в пределах эпилимниума (несколько десятков метров) над термоклином в море ежесуточно перемещаются дальневосточные лососи (см. рис. 4.1). Исследования с применением ультразвуковых датчиков давления прикрепляемых к лососям показали, что в светлое время суток они отмечаются на глубине от 4 до 28 м, чаще всего на глубине 14-26 м. Ночью они поднимаются ближе к поверхности и обитают в слое от самой поверхности до 16 м (Ogura, 1994).

В ряде случаев и для лососей термоклин не является препятствием. Ж. Лакруа (Lacroix, 2013) сообщает о серии исследований проведённых с использованием ультрасовременных приёмов, включая спутники, по

определению миграций атлантических лососей в районе Ньюфаундленда. Были не только прослежены трассы миграций, глубины следования но и «нырки» глубиной от 20 до 1000 м. Лососи в дневное время, порой неоднократно совершали заглубление до нескольких сотен метров.

Тропические миктофиды совершают ежесуточные вертикальные миграции, поднимаясь ночью на горизонт порядка 100 м и меньше с глубины 300-1200 м (Гиргосов, 2005).

Т. Исихара (Ishihara, 1977) сообщал о нерестовых и кормовых миграциях морского леща и желтохвоста с пересечением термоклина, при котором изменение температуры достигало 4,5 °С в минуту.

Значительные заглубления личинок балтийской салаки – от поверхности до глубины 16 м в дневное время обнаружены в мае-июне (Sjoblom, Parmanne, 1979). Скорость вертикального перемещения была в среднем 0,4 см/с, в температурных пределах 4 °С. В июле-августе у подросшей молоди эти перемещения прекращались и она круглые сутки обитала у поверхности вне зависимости от распределения планктона, ветра и волнения.

В.И. Кудрявцев (2013) сообщает об ультразвуковых исследованиях на неглубоких финских озёрах. Зимой, подо льдом покрытом метровым слоем снега корюшка и ряпушка совершали вертикальные миграции – днём ко дну, ночью к поверхности.

Вертикальные миграции с типичной суточной ритмикой обнаружены у пресноводного окуня (Свирицкий, 2005) – подъём к поверхности на зорях, погружение в светлое время суток.

Б.П. Мантейфель (1961) полагал, что регулярные вертикальные миграции это наследственно закрепленные поведенческие акты связанные с питанием и защитой от хищников. Л.И. Серебров (1972) предполагал, что изменение горизонта обитания стайных рыб может быть связано с суточной динамикой освещенности – при некоторых низких показателях освещенности рыбы поднимаются ближе к свету для поддержания зрительного контакта необходимого для образования стай. Н.В. Парин (1988) обсуждал причины вертикальных миграций с точки зрения здравого смысла. Причина ночного всплытия (вслед за кормовым планктоном и его потребителями) вопросов не вызывает. Менее понятно дневное погружение. По его мнению не выдерживает критики предположение об избегании хищников и вызывает сомнение погружение в более холодные воды для экономии энергии.

Несмотря на общее правило (ночью к поверхности, днём в глубину), наблюдаются aberrации типичного поведения. (Чудов, 1968 стр. 218): «Прозрачность атмосферы, активная инсоляция (даже очень ранним утром или вечером)...удерживают многих рыб на глубине. Эхограммы распределения рыб, записанные во время, близкое к моменту верхней кульминации солнца, при плотной многоярусной облачности, дожде... нередко более похожи на записи характерные для ночных условий». То есть наиболее общие закономерности вертикальных миграций могут нарушаться по понятным или пока непонятным причинам. М.И. Базаров

(2005) описывает вертикальное распределение стай тюльки в водохранилищах летом. С рассветом (06 ч) и до 09 утра и вечером с 17 до 21 ч рыбы находились в слое от поверхности до 3 м. Днём они заглублялись (1-6 м), в ночное время находились ещё глубже (4-10 м).

Лещ в Рыбинском водохранилище днём находился у дна (не определялся эхолотом), ночью поднимался на 2-4 м от грунта. Отдельные особи в теплые штилевые ночи поднимаются к самой поверхности. В других водохранилищах основная масса леща может подниматься на 7-10 м. Температурный градиент не является ограничением (2-4 °C). При наличии значительной температурной стратификации летом (7-8 °C) между дном и поверхностью в русловой части водохранилища и в прибрежных участках без заметной стратификации лещ в обоих случаях совершал суточные вертикальные миграции в диапазоне 2-3 м. В глубоководных водохранилищах (Волгоградское, Мингечаурское, глубина 20-22 м) лещ обитал только выше термоклина при 22-23 °C. На размах вертикальных суточных миграций сеговых оказывают ограничения, связанные со слишком высокой температурой эпилимниона и недостаточной концентрацией кислорода в гипolimнионе. Вертикальные миграции в значительной степени связаны с распределением пищевых объектов. В пресноводных водоёмах закономерности вертикальных миграций не имеют непереносимого характера, но касаются большей части популяции (Малинин с сотр., 1987, 1991, 1996). При штормовой погоде кормовой планктон и его потребители могут задерживаться с днём и ночью на глубине. При возникновении шторма отмечается заглубление на 7-10 м хамсы в Черном море, уклей в озёрах.

Вертикальные миграции могут наблюдаться не только у стайных рыб. Сельдевая акула в водах Ньюфаундленда ночью пожирает сёмгу в 50-метровом слое (в основном 2-25 м), а днём опускается в придонные горизонты (50-200 м). В отличие от акулы синий тунец в тех же районах летом не так сильно меняет глубину обитания – 0-20 м ночью, 0-50 м днём. Зимой и акулы и тунцы при вертикальных миграциях избегают верхнего переохлажденного 5-метрового слоя (Lacroix, 2014).

В связи с глубиной обитания и вертикальными перемещениями следует иметь в виду, что рыбы могут быть беспузырными, открытопузырными и закрытопузырными. У закрытопузырных рыб (тресковые, окунеобразные, кефали, губаны, карпзубые, колюшки) газовый пузырь не имеет связи с пищеварительным трактом и таким образом с внешней средой. Наполняться газами пузырь может только посредством действия газовой железы. Уменьшение давления газов в пузыре происходит с помощью системы резорбции. Оба процесса весьма медленные. Изменение давления на одну атмосферу у закрытопузырных рыб занимает несколько часов (рис. 5.6.). В.И. Цветков (1972, 1974) помещал рыбу в клетку и опускал на бечевке в наполненную водой башню. Наблюдение за поведением рыбы в клетке проводилось через застеклённые окна в башне. На глубине давление сдавливало пузырь, рыба становилась тяжелее воды (живая плоть имеет плотность около 1,06 г/см³). В этом случае рыба ориентирована головой вверх и делает плавательные

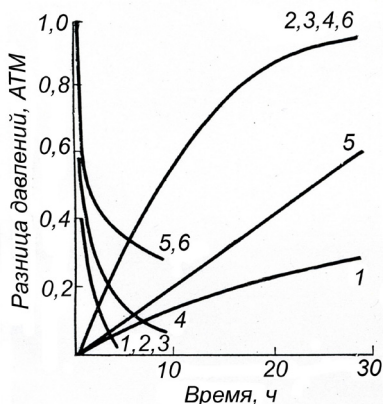


Рис. 5.6. Динамика изменения давления в воздушном пузыре закрытопузырных рыб. 1 – зеленушка, 2 – кефаль, 3 – окунь, 4 – гупши, 5 – треска, 6 – колюшка

глубину 100-200 м, а некоторые – до 600 м». Возможно, это связано с предпочитаемыми температурами – в зимнее время в эпипелагиали северной части Тихого океана наблюдается изотермия с температурами до отрицательных значений от поверхности, во всяком случае до глубины 100 м, а на большей глубине температура 2-3 С°. Если рыба за длительный срок адаптировалась к давлению на некоторой большой глубине, давление в её пузыре соответствует глубине погружения: на глубине 10 м – 1 ати (атмосфер избыточных – по сравнению с давлением на уровне моря), 100 м – 10 ати, 300 м – 30 ати. При быстром подъёме адаптированной рыбы на меньшую глубину объем пузыря увеличивается, что может вести к травмам пузыря и внутренних органов. Максимальная скорость компрессии 0,06 атм/час, декомпрессии в несколько раз быстрее – 0,46 атм/час. Тем не менее, для безопасного постепенного всплытия с глубины 100 м требуется более 20 ч.

В.И Цветков (1972) полагает, что безопасная суточная миграция закрытопузырных рыб в пределах изменения объема или давления газового пузыря вдвое может происходить в пределах глубин 0-10 м, 10-30 м, 30-70 м и т.д. Возможно, одной из причин дневного погружения рыб является перемещение на комфортную «гидростатическую» глубину, где пузырь не распирает тело. Всплывание рыбы «в полводы» должно вести к увеличению давления в пузыре вдвое. По-видимому такое явление переносимо для придонных особей минтая при всплытии во время нереста и может способствовать вымету (выдавливанию) половых продуктов. При регулярных вертикальных перемещениях количество газов в пузыре по-видимому может иметь некое промежуточное значение. При анализе трески и минтая добытых с глубины 100 и

движения направленные к поверхности для предотвращения погружению. Через некоторое время газовая железа обеспечивала необходимый объем пузыря и рыба принимала горизонтальное положение. Если адаптированную к давлению на глубине рыбу поднимали на более высокий горизонт, её плавучесть увеличивалась из-за увеличения объема пузыря, при уменьшении давления – рыба осуществляла плавательные движения направленные ко дну до тех пор, пока резорбтивная система пузыря не уменьшала объем пузыря. Быстрое погружение рыбы в глубину травм не вызывает. В зимнее время, как показывают результаты исследований с применением разноглубинного трала (Шунтов, Темных, 2011), лососи «свободно опускаются на

более метров, не все рыбы имеют «баротравму» связанную с увеличением объема пузыря. Возможно, не все пойманные на большой глубине рыбы долгое время находились у дна, а опустились туда недавно. Закрытопузырные рыбы поднявшиеся в верхние горизонты и имеющие избыточную плавучесть становятся более неуклюжими и более лёгкой добычей для хищников (Цветков, 1979). Недавно ушедшие на глубину рыбы должны терять тургор пузыря и его резонаторную функцию, что должно ухудшать эффективность издавания звуков и ухудшать восприятие звуков высокой частоты.

Открытопузырные рыбы (сельди, сардины, лососи) имеют возможность при всплытии после адаптации к большой глубине выпустить избыток воздуха из пузыря через «ductus pneumaticus» в пищеварительный тракт и далее через рот и анальное отверстие и избежать баротравмы. При исследовании реакции сардин на свет перед всплытием стаи наблюдалось появление пузырьков воздуха. Быстрое наполнение пузыря воздухом может происходить путём заглатывания воздуха у поверхности. При содержании лососей в замкнутых садках рекомендуется помещать туда «воздушные колоколь» во избежание залегания рыб и образования пролежней. Наполненность плавательного пузыря обуславливает «плавучесть» – удельный вес рыбы. Д.С. Павлов и М.А. Скоробогатов (2014) описывают суточную динамику плавучести у молоди мигрирующих рыб (воблы и густеры). В ночное время, когда происходит покатная миграция плавучесть значительно увеличивается. Возможно, это связано с тем, что в дневное время рыбы находятся на некоторой глубине и происходит компенсаторное наполнение пузыря газовой железой. Увеличение плавучести покатников должно способствовать скату у поверхности воды.

Беспузырные рыбы (акулы, тунцы, многие скумбрии, некоторые морские окуни, бычки, светящиеся анчоусы, макрурусы, клыкач) могут безопасно всплывать с любой скоростью.

Приливо-отливные явления изменяют глубину на прибрежной литорали моря, а также образуют течения разных направлений. Высота приливов и степень обмеления при отливах, сила приливо-отливных течений связаны с положением солнца и фазами луны. Эти явления оказывают как непосредственное, так и сигнальное влияние на поведение рыб. При наблюдении на отмели Барьерного рифа (Harborn, 2013) во время прилива (глубина 1,5 м) крупные рыбы (акулы, скаты, летринусы, лутианы) выходят на мелководную литораль. При отливе (глубина 30-50 см) крупные рыбы уходят на глубину. На отмели появляются рыбацкие цапли представляющие опасность для постоянно обитающих на литорали местных рыб. У фугу (*Fugu niphotes*) нерест происходит в июне - июле у побережья п-ва Миура в течение 5-7 сут после полнолуния или новолуния и оканчивается с полными приливами. В течение суток нерест происходит при нарастающем полном приливе, непосредственно перед закатом на песчаных и скальных грунтах. Образуются группы 10-60 экз. Икра уносится отливом.

Нерест атериновой рыбы-груниона приурочен к максимальному «сизигийному» приливу. Производители откладывают икру в песок. Икра развивается в мокром песке выше уровня заплеска, а выклев личинок происходит через 2 недели во время следующего сизигия. Ко времени полного прилива приурочен нерест морских промысловых рыб нерестующих летом в прибрежье (мойвы, камбал, сельди, терпугов и др.).

Камбалы (*Pleururonectes platessa*) при миграциях в открытом море используют приливные течения, когда они совпадают с направлением их перемещений – рыбы отрываются ото дна и поднимаются в толщу водной массы (Walker et al., 1978). Целесообразная реакция на приливные течения неоднократно отмечалась при исследовании поведения анадромных лососей, покатников-смолтов, полосатых окуней, молоди угрей, проходных сельдей и других рыб. Ночью придонные скопления рыб могут сноситься приливо-отливными течениями. В дневное время рыбы могут ориентироваться и противостоять течению 0,5-1 м/с.

При учетных работах в Камчатском заливе с применением закидных неводов отмечается (Шевляков и др., 2014) «отсутствие молоди океанских лососей на облавливаемом участке (закидной невод 12х2,5 м) в средней и конечной фазах отлива и, напротив, ее появление через 15-20 мин после начала фазы прилива». Возможно, это связано с динамикой опресненных вод в ходе приливного цикла и отношением покатной молоди к солёности.

Отмечается влияние **ветровых явлений** на поведение и распределение рыб эипелагиали. В штиль пелагические рыбы, в т.ч. молодь, поднимаются в самые верхние слои воды, где наиболее обильна и разнообразна кормовая база. При усилении ветра рыба уходит в толщу воды, избегая волнения. При устойчивых штормовых ветрах пелагические скопления распадаются и рыба рассредоточивается на обширной акватории. По исследованиям Л.К. Маринина и А.С. Литвинова (1991) укляя при штиле в Плещеевом озере встречалась в слое от поверхности до 5 м, а при ветрах 4-6 м/с демонстрировала максимум концентрации на глубине порядка 3 м. На различных горизонтах рыба оказывалась под влиянием разнонаправленных ветровых и компенсаторных течений, которые ночью дрейфовали в разные стороны от мест дневных скоплений. При длительных штормах рыбы смещались на большие расстояния (до 10-12 км). Процесс восстановления происходил в течение нескольких суток.

Перемещения рыб характеризуют скорости, траектории и цели (причины). **Механизм ориентации** при этих огромных по масштабам миграциях пока не получил вразумительного толкования. Для объяснения путей масштабных миграций рыб могут быть применены различные гипотезы.

1. Естественный ход событий – перемещение течениями и движение в соответствии с градиентами биотических и абиотических факторов.

2. Нахождение нужного места по ориентирам и признакам – блуждание до тех пор пока не встретится место с искомыми характеристиками (температура, солёность, «пейзаж», запах, корм и т. д.).

3. Врожденные стереотипы направления и продолжительности плавания.

4. Создание «внутренней карты» для поиска путей возвращения. Возможно, эти факторы действуют одновременно. Дж. Уайт и К. Браун (White, Brown, 2015), изучая возвращение к привычному участку бычков обитающих среди глыб и на монотонном песчаном грунте, пришли к выводу, что первые ориентируются по заметным ориентирам, а вторые руководствуются «телесной памятью».

Зрение, слух, хеморецепция, система сейсмочувствительных органов, магниторецепция определённо играют важную роль при ближней ориентации – при стайном, оборонительном, половом, территориальном поведении. В мутных водах р. Хайлюля кета в отдалении от берега часто выпрыгивает из воды, возможно это способствует ориентации. Во время нерестового хода могут наблюдаться задержки для отдыха и даже для «зимовки на ямах» (сёмга осеннего захода, осетровые).

Для объяснения ориентации дальних миграций (нагульных, зимовальных, нерестовых, хоуминга) предпринимаются попытки привлечь определённо существующие в разной степени у разных рыб способности к астрономической навигации и геомагнитной чувствительности. В.В. Овчинников (1976) полагает, что при дальних миграциях скумбровидных рыб ориентирами являются гидрофизические и гидрохимические факторы (направления течений, температура, солёность, ориентиры «глобально-характера»). Людям при ориентации в пространстве помогает знание астрономии, использование различных способов определения стран света и географических координат. Тем не менее, все эти умения не решают проблемы ориентации без знания местности (карты). Трудно себе представить как горбуша из реки в Магаданской области по мере роста (начальная длина 2,5 см, конечная – более 40 см) находит места нагула в северо-западной части Тихого океана и обратно. Сказочный мальчик-с-пальчик оставлял по пути хлебные крошки или камешки, древне-греческому герою помогала выбраться из лабиринта «нить Ариадны», герои популярного фильма оказавшись в пустыне на планете Кин-дза-дза чтобы не впасть в панику решили, что они в Каракумах и Ашхабад «вон в той стороне». Никакой след в море не может сохраняться несколько лет. Значит, или «в сознании» рыбы от рождения запечатлена карта ареала обитания с местами нагула, зимовки и нереста, или рыба двигаясь под влиянием различных «таксисов» и «преферендумов» запоминает все зигзаги своего пути.

Всем исследователям, задумывавшимся о дальней ориентации рыб, приходится предполагать наличие генетически закреплённого чувства пеленга на некоторую точку на Земном шаре. В.В. Овчинников с сотрудниками (1971) изучая нерестовую миграцию угря из Куршского залива в сторону Атлантики отмечали возможное влияние на направление миграции конфигурации изобат, течений, градиент температуры и солёности, но тем не менее заканчивают свои рассуждения предположением, что у угрей имеется «генетически закреплённое чувство выбора направления в сторону мест размножения» (стр. 22). Их-

тиологи обсуждающие эту проблему часто озвучивают туманную тезу, что это «объяснимо влиянием генетических факторов» (Шпарковский и др., 1985, стр.77). Огромное число публикаций посвящено удивительному миграционному поведению лососевых. Экспериментальные данные показывают, что на направление движения лососей влияют «небесные» и геомагнитные ориентиры (Quinn, 1980, Brannon et al., 1981), но никакой компас не может быть полезен без карты или знания местности. Расчеты показывают, что рыбы плывут «домой» практически по прямой, обходя встречающиеся по пути острова и земли. Они как бы всё время знают, в какой стороне находится их родное нерестилище. Полагают, что в их «сознании» сохраняется некая «внутренняя карта», т.е. они помнят все пройденные расстояния и совершённые повороты. Имеются экспериментальные данные об образовании «внутренней карты» у рыб (Михеев, 1991), но эти сведения получены в небольших экспериментальных ёмкостях, где рыба после пересадки из другого аквариума в течение приблизительно часа изучает новую территорию, чтобы потом уверенно по ней перемещаться. Без гипотетической внутренней карты невозможно объяснить точность «хоуминга» и направленных миграций длиной в сотни и тысячи километров. Поблизости от «родных» рек вполне может играть роль обоняние – реакция на запах воды запечатленный во время смолтификации (Quinn, 1985). Лососи возвращаются не к той реке, где они вылупились из икры, а в то место, где произшёл их смолтификационный метаморфоз. Семга выращенная в течение двух лет на Кандалакшском заводе (вода р. Нива), но прожившая последнюю зиму в р. Лувеньга в нескольких десятках километрах от р. Нива, возвращается на нерест в Лувеньгу, где прошла её смолтификация. Однако имеются и другие данные (Shrimton et al., 2014) – у кижуча и чавычи в бассейне р. Фрейзер во время малькового периода наблюдается блуждание из одного притока в другой, но возвращение на нерест было именно в родной водоём.

Кроме «хоуминга» (движения к «дому») имеет место и «стрейнг» – расселение по окружающим водоемам. Это явление свойственно разным видам в разной степени. А. ДеРикко (DeRisco, 1991) сообщает, что гольцы-мальмы помеченные в р. Вулик (Аляска) впадающей в Чукотское море были обнаружены в реках Берингова моря – в верховьях Анадыри, в р. Егавик (Аляска), на о. Святого Лаврентия. Горбуша, возможно, возвращается не в родную реку, а в солоноватое побережье, где после ската из реки произошел ее метаморфоз (Гриценко, 1990), а отсюда в одну из рек района. Горбуша, случайно акклиматизированная в одном из Великих озёр, постепенно распространилась по всей озерной системе. Горбуша акклиматизированная в реках Кольского полуострова ловится не только в соседней Норвегии как «русский лосось», но и на очень большом отдалении от места акклиматизации – от Енисея до Шотландии и даже до Исландии (Bakshtansky, 1980). Имеются соображения, что горбуша при определённых гидрологических аномалиях в океане может изменить обычную нерестовую миграцию и, например,

вместо Южных Курил уйти на Сахалин, перераспределиться между нерестовыми реками Сахалина (Шунтов, Темных, 2011). Даже вне каких-либо гидрологических аномалий имеет место заметный стрейнг горбуши: на расстоянии 57 км от места выпуска меченой горбуши он составляет в среднем 10%, на расстоянии 74 км – 5%, на расстоянии 87 км – 2% (Марковцев, 2010). Изучение стрейнга чавычи, кижуча и кеты, выкормленных на заводах Канады (Westley, Quinn, Dittman, 2013) показало различия в склонности к расселению рыб из разных географических районов и видовые различия (у чавычи 0,1-34,6%, у кижуча 0,08-0,94%). Кроме того, было обнаружено, что чавыча, скатывающаяся в море в возрасте до года обнаруживает блуждание во много раз чаще, чем несколько лет обитавшая в пресноводном водоёме.

А.Г. Поддубный и Л.К. Малинин в книге «Миграции рыб во внутренних водоёмах» (1988) привели большое количество сведений о скоростях и траекториях анадромных и катадромных миграциях рыб, полученных с применением звучащих (ультразвуковых) меток. На спрямленных участках рек «у мигрантов трассы движения наиболее просты. Они в основном пролегают вдоль русловых склонов, а в мелководных реках – по наиболее глубоким участкам» (стр. 166). На участках рек со сложным рисунком течений могут наблюдаться рысканья и даже временное движение по кругу встреч циркуляций. Наблюдения за анадромными миграциями лососей (Becker, 1962, Яржомбек и Самарский, 2003, Яржомбек и Нестеров, 2007, Яржомбек и Бадурин, 2008) показали, что на участках стремнин горбуша и нерка мигрируют у берега, где течение слабее, особенно у дна. Это упрощает оценку количества рыбы путём размещения пунктов наблюдения в местах, где скорость течения на стрежне превышает 1,5 м/с.

Освоение пространства в водной среде, где видимость ограничена обычно несколькими метрами, а ареал обитания может иметь протяженность в тысячи километров требует приёмов ориентировки мало похожих на те, что используются людьми. Несомненно, солнце и луна могут служить временными ориентирами для поддержания направления движения поскольку они движутся по небосводу относительно медленно. Трудно себе представить у рыб способность учитывать суточные перемещения астрономических ориентиров для определения географических координат или хотя бы направления. Дальние океанские миграции угрей и лососей происходят на глубине несколько метров, где астрономические ориентиры отсутствуют. Кета, чтобы проплыть из Берингова моря до Приморья должна двигаться на юг вдоль Камчатки, пройти один из Курильских проливов, пересечь Охотское море, пролив Лаперуза, пересечь северную часть Японского моря и только там начать поиск «родной» реки уже, возможно, пользуясь ольфакторной памятью. Чтобы «войти в положение» мигрирующей рыбы нужно представить себя в незнакомой местности в густом тумане или в задымленном помещении или в условиях «голубого занавеса» – в море в отсутствии видимости как дна, так и поверхности. У дайверов есть специальные приёмы чтобы хотя бы определить где верх, а где низ, избежать паники и приступов дурноты.

Для объяснения возвращения «в родные места» часто используется гипотеза «запечатления». У проходных лососей это «хоуминг» – возвращение на нерест в место, где произошла их «смолтификация» и запечатление каких-то гидрохимических характеристик, возможно, запахов. Причем нередко из одного района нагула рыбы разных стад плывут к разным континентам. Угри возвращаются на нерест в Саргассово море из самых разных мест нагула как в Америке, так и в Европе. Стало быть запечатление (если оно существует) у угрей места рождения должно происходить на очень ранних личиночных этапах онтогенеза. Дальневосточные океанические сельди подходят для нереста к берегам Охотского, Японского и Берингова морей, причем к определённым участкам побережья, возможно, концентрируясь там где есть подходящий растительный субстрат для приклеивания икры. Однако атлантические сельди Северного моря нерестятся на значительном удалении от берега и на глубинах до 100 м. Неясно, «рыскают» ли они в поисках подходящего места, или идут на место с определёнными координатами. Перечисление возможных способов ориентации рыб и в то же время изумление исполнением миграций высказывались опытейшими исследователями (Кусто, Паккале, 1983). Большой знаток образа жизни рыб Н.В. Парин (1988) неоднократно высказывал удивление способностями океанических рыб находить объекты «хоуминга» в нерестовый период, придерживаясь определённого места в отсутствие небесных, и донных ориентиров в средних слоях океана и наличия сильных течений. Это предполагает наличие у рыб как он выражался «сверхъестественных навигационных способностей» (стр. 222). Такие удивительные способности наблюдаются также у птиц и даже некоторых насекомых.

О ближней ориентации рыб имеются более определённые представления. Предметные образы под водой могут служить для ближней ориентации. Для ориентировки (поддержания выбранного направления) могут служить также звуки, гидравлические, электрические, геомагнитные явления, астрономические ориентиры, факторы определяемые хеморецепторами. Рыбы находят места постоянного обитания (убежища, нерестилища, кормовые участки) уходя от них даже на значительное расстояние имея представление о «карте местности» и местных приметах (White, Brown, 2015). Сравнение в аквариальных условиях бычковых рыб живущих среди нагромождений и в монотонных ландшафтах показало, что первые ориентируются лучше по заметным ориентирам, а вторые больше ориентируются с помощью «телесной памяти» – поворотов и пройденных расстояний в пределах «внутренней карты». Слепые пещерные рыбы определённо используют для ориентации органы боковой линии, которые дают им представление о близости и характере окружающих предметов. Трёхиглые колюшки обитающие в прудах используют местные ориентиры, а речные больше используют «телесную память». Камбалы, даже уходя в период отлива, могут вернуться на привычное во время высокой воды место обитания.

Всякий оформленный объект в открытом море (бревно, блок водорослей, верёвка, сеть) при отсутствии видимости дна собирает вокруг себя значительное количество пелагических рыб. Японские удильщики расстилают по воде рогожи для большей эффективности ужения. В дрейфтерные сети в открытом море лососи попадают по большей части поблизости от верхней подборы с наплавами (Яржомбек, 2005). Горизонтальные и вертикальные сооружения значительной протяженности (до 20 м) на основе сетематериалов служат концентраторами пелагических рыб (Гюдбадамов, Леонтьев, 1990). В течение нескольких часов на расстоянии нескольких метров у сооружений скапливались группы курковых, карангид, серранид, на расстоянии 50-100 м концентрировались хищники (корифены, барракуды, ваху, акулы, элагатисы). Через 40-50 ч с подветренной стороны концентраторов на расстоянии 100 и более метров появлялись стаи желтоперого и полосатого тунца, которые задерживались в течение времени от нескольких часов до нескольких суток, что давало возможность проводить эффективный кошельковый промысел. Н.В. Кокорин с сотрудниками (1990) сообщают о применении заякоренных плотиков для концентрации пелагических рыб (тунцов, мечерылых, ваху, сайры и др.), увеличивающих уловы кошельковыми неводами, тролами и вертикальными ярусами. В специальном сборнике (ed. Seamen, Sprague, 1991) дан всесторонний обзор устройств и эффектов различных искусственных сооружений – искусственных нагромождений (рифов), ориентирующих концентраторов, способствующих созданию промысловых скоплений рыб. Надо полагать, что рыбы «не знают» о расположении этих ориентирующих устройств, а «натыкаются» на них при блужданиях и задерживаются поблизости от них. Устройства для концентрации рыбы (FAD – fish aggregating device) получают широкое распространение. Иногда использование «ориентиров» становится настолько эффективным, что ведёт к истреблению рыбы в промысловом районе (Naranarttgran, 2013).

Что касается донных и демерсальных рыб, то сложный рельеф дна типа рифов, скал создаёт условия для повышенной концентрации гидробионтов благодаря увеличению кормности, условий для нереста, наличию убежищ. Искусственные сооружения, такие как нефтяные платформы, специальные нагромождения сопровождаются повышенной концентрацией донных и пелагических рыб (Лапшин, Бугров, Рукшин, 1990). На остовах заброшенных нефтегазовых платформ Каспия развивались различные обрастания, состоящие из водорослей, гидроидов, мшанок, баянуса, концентрировались неприкреплённые гидробионты – креветки, раки и рыбы (бычки, атерина, килька, сельдь). Рыбы не могут знать о расположении различных биотопов, но могут натолкнуться на такие ориентиры случайно и остаться на привлекательном участке. Отмечается приверженность разных донных и придонных рыб к различным грунтам и подводным ландшафтам. Для коралловых рифов характерна совершенно специфическая многообразная ихтиофауна – внешне исключительно привлекательная, но по большей части непромысловая. Специфическая ихтиофауна характерна для зарослей, скальных нагромождений, песчаных и илистых равнин.

6. ЛОКОМОЦИЯ

МЕХАНИКА ПЛАВАНИЯ

Рыбы плавают двумя способами. При помощи гребных движений грудных плавников и при посредстве «ундуляции» – волнообразных движений тела. Гребок производится плавником в расправленном состоянии и приводится в исходное положение будучи повернутым «ребром» к движению. Гребки могут быть одновременные обоими плавниками («басс»), или попеременные («кроль»). После гребка рыба среднего размера движется по инерции на расстояние в 1-3 длины тела прижав плавники к бокам. Гребное плавание обеспечивает не очень быстрое, неторопливое перемещение. Этот способ является обычным у многих взрослых и рифовых рыб – зеленух, сиганусов, колошечек, кузовков. При внешнем наблюдении прозрачные грудные плавники бывают почти незаметны и создаётся впечатление, что рыбы перемещаются без каких-либо телесных движений, только подруливая посредством изгибов тела. Если таких рыб настойчиво преследуют, они переходят от гребного плавания на ундуляционное, обеспечивающее более быстрое перемещение.

При наблюдении неподвижной рыбы в аквариуме можно видеть ундуляцию грудных и хвостового плавника с направлением движения волны вниз – для противостояния погружению.

Некоторые сротнотелые (спинороги, баллисты, кузовки, угреобразные) перемещаются с помощью хорошо развитых и снабженных мощными мышцами спинных и анальных плавников. Плоские несимметричные камбаловые рыбы демонстрируют ундуляционное плавание, где главным движителем являются окаймляющие тело спинной и анальный плавники. У плоских скатов движителем выступают боковые поверхности тела. У пелагических орляков и хвостоколов движения этих «плавников» напоминают взмахи крыльев птиц.

При типичном ундуляционном плавании движителем служит всё тело. По телу проходит волна изгиба от головы к хвосту, осуществляющая упор и поступательное движение. На моментальных фотоснимках сверху плывущих рыб, их тело имеет S-образную форму (рис. 6.1). При кадрах анализе киноматериалов видно перемещение по телу локомоторной волны. Длина локомоторной волны приблизительно равна длине тела, частота прохождения волны по телу может быть посчитана по частоте колебаний хвостового плавника. Особенно явственно вол-

новое движение видно у удлинённых рыб – угрей, песчанок, осетров, миног, сабли-рыбы. Это так называемое угреобразное плавание. У наиболее быстрых пловцов – ставрид, скумбрий, тунцов, многих быстроходных акул ундуляционное плавание имеет вырожденный, точнее, усовершенствованный характер – скомброидный тип плавания. В этом случае важнейшее значение для поступательного движения имеет колебание тонкого, обтекаемого хвостового стебля и хвостового плавника.

Локомоторная волна туловища у этих рыб для плавания имеет второстепенное значение. Большинство «обычных» рыб (карповые, сельдевые, тресковые, окунёвые,) эффективно используют как ундуляцию туловища, так колебания хвостового плавника с большой амплитудой.

Скорость ундуляционного плавания определяется скоростью перемещения пропульсивной волны проходящей по телу по направлению к хвосту ($V_b = lbf$), где V_b – скорость локомоторной волны, l – длина волны, f – частота прохождений волн по телу (циклов колебаний хвоста). Поскольку длина волны это практически длина рыбы, а движитель имеет некоторый коэффициент полезного действия ($K < 1$), то скорость перемещения рыбы относительно воды при ундуляционном плавании может быть вычислена по формуле $V = KLf$, где V – скорость рыбы (например, см/с), L – длина рыбы (например, в см), f – частота колебаний хвостового плавника (например, Гц – колебаний в секунду), K – коэффициент полезного действия (КПД) движителя (отношение скорости плавания к скорости локомоторной волны, «пробуксовка»). Для рыб промыслового размера КПД имеет величину порядка 0,7 (Яржомбек, 1974, Аминева, Яржомбек 1984). В.Т. Комаров (1976) называет эту величину «приведённый шаг» – часть длины тела, проплываемая за время одного локомоторного цикла.

СКОРОСТИ ПЛАВАНИЯ

Максимальные частоты сокращения туловищной мускулатуры отмеченные у рыб достигают 30 Гц (Яржомбек, 1974, 1975, 2007, Аминева и Яржомбек, 1984), т.е. скорость установившегося плавания некоторых рыб может достигать $30 \cdot 0,7 = 21$ длин тела в секунду. Для крупных тунцов, парусников и рыбы-меч, быстроходных акул длиной порядка 2 м, это больше 100 км/час. Имеется фотографический сюжет, на котором рыба-меч не успев затормозить навыллет прошибает шлюпку. Другие рыбы, тоже быстрые, но не рекордсмены (ставриды, скумбрии, лососи, кефали, сельди) мо-

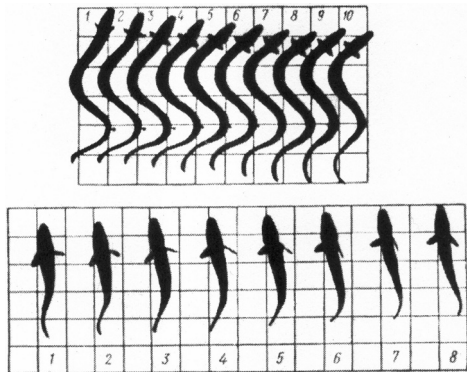


Рис. 6.1. Ундуляционное плавание угря и трески

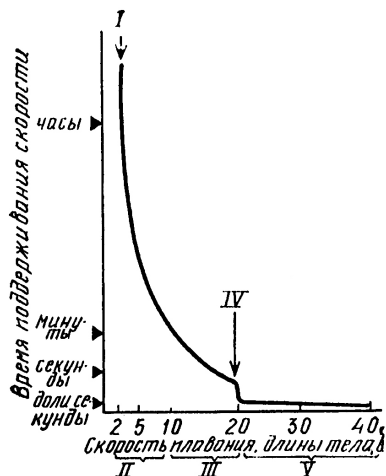


Рис. 6.2. Зависимость длительности плавания от скорости. I – неутомляющая скорость, II – стайерская скорость, III – скорость средних дистанций, IV – спринтерская скорость, V – скорость прыжка с разбега

в экспериментальных условиях эффективность плавания могла уменьшаться вдвое (Павлов, Скоробогатов, 2014).

Средняя **скорость миграций** рыб, которая может поддерживаться длительное время (несколько месяцев) на протяжении сотен и тысяч километров (1-3 длин тела в секунду) подобна скоростям марш-бросков туристов и пехотинцев. Она приблизительно в 10 раз меньше спринтерской скорости и находится в пределах энергетически оптимальных скоростей плавания (Яржомбек, 1974). Скорости **средних и длинных дистанций** (время поддержания измеряется минутами и даже десятками минут) приблизительно вдвое меньше спринтерских (5-10 длин тела в секунду). Приблизительно к таким же выводам приходили исследователи поведения рыб в естественной среде и при траловом промысле.

В.К. Коротков (1998) систематизировал сведения о скоростях рыб в связи с проблемами тралового промысла.

Бросковая скорость – «наблюдается у рыб при броске за пищей (жертвой) при испуге в очень короткий промежуток времени. При оборонительной реакции на коротких дистанциях рыбы могут развивать скорость до 30 и более длин тела в секунду при сильном испуге и тактильных контактах с кабелем, подборой, канатным и сетным полотном» (стр. 182). В.К. Коротков приводит данные о скорости 34 л/с (длины тела в секунду) даже для такой малоподвижной рыбы как бычок-кругляк. Большинство зарегистрированных данных о бросковых скоростях всё-таки как правило гораздо меньше (табл. 6.1).

гут развивать скорость порядка 15 длин тела в секунду. Все рыбы обычной обтекаемой формы тела могут развивать скорость более 10 длин тела в секунду. Однако, максимальные (**спринтерские** по спортивной терминологии, рис. 6.2) скорости могут поддерживаться короткое время – от нескольких секунд до нескольких десятков секунд. На кинограммах отмечаются также скорости в 2-3 раза больше чем спринтерские – аналогичные скоростям у спортсменов в момент толчка при прыжке с разбега, но они длятся всего доли секунды. Это результат генерализованного разгиба тела при движении на максимальной скорости, например, при выпрыгивании из воды, при вылете летучих рыб, при галсах рыб спасающихся от погони. Следует оговориться, что эффективность плавательных движений уменьшается в турбулентной среде по сравнению с невозмущенной водной массой или ламинарным потоком. В эк-

Виды рыб	Длина тела, см	Относительная скорость, L /с	Абсолютная скорость, см/с
Сельдь	16	8	124
Ставрида	11-15	38	418-570
Скумбрия	30	18	540
Атерина	6-10	19	114-190
Смарида	7-10	29	203-290
Бычок-кругляк	10-15	34	340-510
Морской карась	15-20	6-8	90-160
Сайда	30	7-8	210-240
Камбала	27	15-16	405-432
Треска	25	7-8	175-200

По-видимому в табл. 6.1 содержатся сведения как о бросковых скоростях, так и о «спринтерских», определяемых максимальной частотой сокращения туловищно-хвостовой мускулатуры. Броски сильно утомляют рыбу, скорость последующих бросков уменьшается (Павлов, Скоробогатов, 2014) и в итоге наступает прекращение сопротивления. Это хорошо известно спиннингистам и удильщикам крупной рыбы. Скоростные возможности утомлённых рыб восстанавливаются после некоторого времени отдыха – покоя или плавания на «неутомляющей» скорости. Рыбы с массой тела до нескольких десятков грамм в наших опытах восстанавливали работоспособность приблизительно через час. Более крупным рыбам по-видимому требуется более длительный отдых. Осетровые утомлённые борьбой с течением перед плотиной могут отдыхать сутки и более (Павлов, Скоробогатов, 20-14).

Максимальная скорость – «Продолжительность движения на скоростях сравнительно небольшая. У донных и придонных рыб она составляет не более 5 мин, а у пелагических рыб до 10-15 мин» (стр. 183). По спортивной терминологии это скорости «средних и длинных дистанций» – за 5 мин спортсмены могут пробегать порядка 1,5 км, а за 10-15 мин – несколько км. При большой интенсивности работы наступает «одышка» – накопления кислородного долга. Данные о «максимальных» скоростях приведены в табл. 6.2.

Крейсерская скорость – «...скорость движения рыб, на которой они могут плыть от десятков минут до нескольких часов, а при миграциях ... обычно бывает 2-5 L/с» (стр. 185). Следует уточнить, что по спортивной терминологии это скорости сверхдлинных, марафонских дистанций. При таких скоростях «одышки», кислородного долга не наблюдается, утомление наступает в результате истощения легко мобилизуемых резервов организма, таких как углеводы и фосфаты, а также нервных процессов. Данные о крейсерских скоростях плавания приведены в табл. 6.3.

Виды рыб	Длина тел, см	Скорость, Л/с	Скорость, см/с
Сельдь	28-30	5-7	140-210
Скумбрия	15-38	5-12	150-288
Ставрида	12-30	5-10	125-300
Сардинелла	18-30	8-13	146-300
Форель	20-30	8-9	160-240
Щука	18-22	7-13	176-234
Сайда	21-30	5-10	150-210
Треска	56-72	3-4	168-288
Пикша	26-42	3-4	100-168
Налим	32	2	64
Карась	15	13	195
Красноперка	24	6	144
Камбалы	27-32	3-4	81-124
Тригла	18-20	7	126-140

Виды рыб	Длина тел, см	Скорость, Л/с	Скорость см/с
Сельдь	16	3-4	48-54
Скумбрия	30-48	2-3	60-144
Ставрида	25-30	3-4	75-120
Сардинелла	18-20	3-4	54-80
Треска	40	2-3	80-120
Сайда	30	3-4	90-120
Камбалы	19-23	4-5	76-135
Морской окунь	30	3	90

Критическая скорость – «предел скорости, при которой рыбы, ещё сравнительно небольшое время могут проплыть в трале (в потоке). При дальнейшем, даже небольшом увеличении скорости траления рыбы, как правило, переходят из режима упорядоченного движения в стае в режим индивидуальных мелких резких бросков вбок, после чего происходит снос рыб в сторону тралового мешка. ... для многих рыб обычно соответствует верхней части интервала максимальных скоростей» (стр.186). Следует добавить, что рывками рыба начинает плыть при

наступлении утомления и опасности быть настигнутой или снесённой потоком. Расстояние броска в передней части трала, где рыба еще не очень утомлена, может составлять 8-10 м, в конце мотенной части, где рыба как правило утомлена – всего 0,5-1 м.

В.К. Коротков утверждает, что «в реальных условиях промысла рыбы могут значительно дольше плыть перед орудием лова» чем это следует из расчетов по экспериментальным данным (табл. 6.4). По-видимому, это обусловлено тем, что «присоединенная масса» воды влекомая тралом имеет меньшую (приблизительно вдвое) скорость чем скорость траления (Чернецов, 2013). Кроме того, рыбы используемые в аквариальных экспериментах бывают в той или иной степени замучены. Следует иметь в виду, что скоростные возможности рыб в большей степени зависят от степени турбулентности водной среды (Павлов, Скоробогатов, 2014). При сильной турбулентности все показатели скорости и выносливости понижаются приблизительно вдвое по сравнению со спокойной водой или ламинарным потоком.

Таблица 6.4.

Продолжительность плавания придонных и донных рыб
промыслового размера перед нижней подборой трала, буксируемого
со скоростью 2 м/с (Коротков, 1998)

Виды рыб	Время плавания, сек	Протяженность траления, м
Треска	100-180	240-360
Пикша, мерланг	60-100	120-200
Сайда	200-300	400-600
Морской налим	60-80	120-160
Хек	60-110	120-220
Тригла	60-90	120-180
Камбала	30-40	60-80
Пагр	120-150	240-300
Зубан	100-130	200-260
Морской карась	120-140	240-280
Ронка	100-150	200-300

Подводя итог исследованиям тралового промысла морских рыб В.К. Коротков (1998, стр.259) пишет, что согласно формуле зависимости длительности плавания до утомления от скорости (Яржомбек, 1973, 1977), большинство пелагических рыб, если бы они могли выбрать правильное направление ухода от устья трала, могли бы легко избежать улавливания. У донных и придонных рыб скоростная выносливость меньше чем у пелагических и они имеют меньше шансов опередить трал и выйти из зоны облова. Кроме того, хотя донно-придонные рыбы имеют принципиальную возможность уйти под нижнюю подборку, они

часто эту возможность не используют из-за «непонимания ситуации». Приблизительно такие же выводы сделал Б.В. Выхребенцев (1978).

Скорости плавания рыб в естественной среде зависят от образа жизни и «рода занятий» в данный момент. И донные, и пелагические рыбы могут находиться в неподвижности, равномерно или неравномерно перемещаться и делать быстрые рывки. Донные «хищники-засадчики»: щука, ротан, форель и территориальная молодь многих проходных лососей – в пресноводных водоёмах, скорпены, звездочеты, бычковые, мурены – в морях, малоподвижны, но при охоте делают резкие броски.

Абсолютные величины скоростей естественным образом увеличиваются по мере роста рыб. Данные по **скоростям плавания личинок** собрали Л.А. Дука и В.И. Синюкова (1975), В.Т. Комаров (1976). Можно видеть (табл. 6.5), что средние скорости личинок после выклева составляют 10-15 мм/с (1,5-3 Л/с). Максимальные скорости подросших личинок достигают 300 мм/с (15 Л/с). Утверждают (Staaterman, Paris, 2014), что личинки рыб тропических вод плавают быстрее чем личинки рыб вод с умеренной температурой – 15-20 дл/с против 5-10 дл/с.

Таблица 6.5.

Скорости личинок рыб

Виды рыб	Размер, мм	Возраст, сут	Скорость, мм/с	Скорость дл/с	Примечания
Сельдь	3-6	-	10	1,5-3,3	Средняя
Сельдь	8	-	30	4	Максим.
Сельдь	20	-	300	15	Максим.
Камбала	-	Выклев	15	-	Максим.
Камбала	-	Поздняя	90	-	Максим.
Камбала	-	21 сутки	10	-	Средняя
Хамса	-	2 суток	14	-	Средняя
Султанка	-	4 суток	36	-	Средняя
Ставрида					
Морской карась					
Вобла	0,5-2,4	-	5-50	10-27,8	Максим.
Вобла	0,8-1,5	-	6-25	7,6-17,8	Минуты

При непосредственном наблюдении или киносъемке в естественной среде можно получить конкретные сведения о двигательном поведении рыб. Скорость спокойного направленного перемещения рыб в пелагиали (Яржомбек, 1974, 1974 А) прямо пропорциональна размеру тела и находится в пределах 2-3 длин тела в секунду (рис. 6.3).

В кормящемся или покоящемся скоплении пелагических рыб при обработке киноплёнки обнаружилось характерное распределение частот наблюдаемых скоростей (Яржомбек, 1974 А, Б). Значительную часть време-

ни (20-50%) рыбы неподвижны. Если они спокойно перемещаются, то их «модальная» скорость 3-4 Л/с. Если рыба делает рывок для поимки пищевого организма или вспугнутая наблюдателем, её скорость возрастает до 10-20 Л/с (рис. 6.4). При возбуждении стаи распределение скоростей меняется – пропадает время неподвижности и возникает пик в области рывковых и максимальных скоростей.

Наиболее исследованными являются из промысловых рыб лососевые, особенно мальки и пресноводные ручьевые формы доступные непосредственным наблюдениям (Яржомбек, 2013). Миграциям лососевых посвящено огромное число публикаций. Во время миграции к нерестовым рекам дальневосточные лососи движутся в среднем со скоростью порядка 30-50 км в сутки иногда до 80 км в сутки, т.е. в пределах 0,6-0,9 м/с (несколько более 1 Л/с). В завершающей фазе миграции скорость нерки и кеты в среднем 0,54 см/с (0,66 Л/с), горбуши – 0,59 см/с (1,17 Л/с). Днём и ночью скорость миграции может не отличаться, но может в темноте как замедляться, так и несколько ускоряться (Поддубный, Малинин, 1988).

Угри совершающие нерестовую миграцию через Атлантику, по данным ультразвукового мечения, плыли в Балтике и Бискайском заливе на глубине 7-18 м придерживаясь направления на северо-запад со средней скоростью несколько больше 40 км в сутки (0,7 Л/с) вне зависимости от времени суток и фаз луны (Tesh, 1979). Меченый тунец по сообщению Ф. Мазера (Mather, 1962) за 4 мес проплыл от Багамских островов до Норвегии со средней скоростью 66 км в сутки (70-75 см/с, около 1 Л/с).

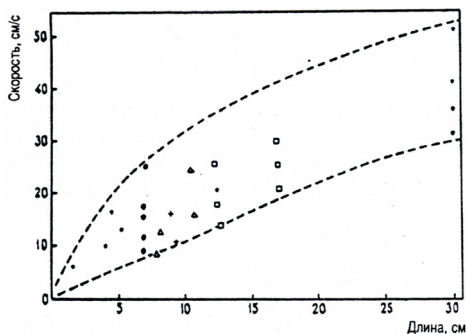


Рис. 6.3. Скорости спокойного плавания черноморских пелагических рыб (точки – кефаль, кружки – атерина, кресты – зеленуха, треугольники – хамса, квадраты – ставрида)

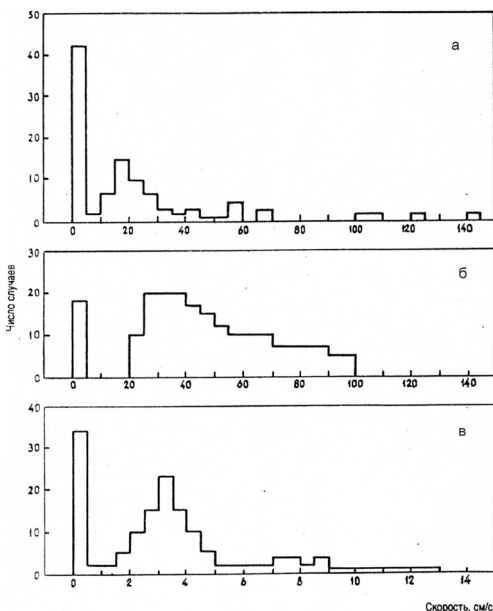


Рис. 6.4. Распределение скоростей рыб в неподвижной стае (а – атерина 7,5 см, б – хамса, 10 см, в – толстолобик 1 см)

7. СТАЙНОСТЬ, ОДИНОЧНОСТЬ, СОЦИАЛЬНОСТЬ

Рыб разделяют на стайных, встречающихся или исключительно, или по большей части в виде скоплений и одиночных, не склонных создавать организованные скопления. Б.В. Вискребенцев и Н.В. Савченко (1972А) предложили использовать термин «стайность» только для определения групп рыб, «эквипотенциального» типа, когда не наблюдается иерархических взаимоотношений, и которые могут отождествляться с надорганизменными структурами. В качестве альтернативы они рассматривали группы с иерархической структурой, временные агрегации, случайные скопления. В качестве теста на стайность предлагалось использовать показатель поляризованной ориентации рыб при действии слабого пугающего стимула, а также «заинтересованность в партнёрстве» – стремление особи присоединиться к другим особям при разъединении. Некоторое, иногда большое количество рыб не являющихся стайными может оказаться в непосредственной близости друг от друга в результате концентрирующей ситуации или однонаправленной мотивации особей (преграда, корм, опасность). Мигрирующие осетровые скапливаются перед плотиной. При выращивании в пруду можно видеть множество лососей, карповых, сомов, осетровых, бассейне или садке, разнообразной и разноразмерный контингент подходит при подкормке или приваде.

СКОПЛЕНИЯ РЫБ

Экономически целесообразный промысел рыбы основан на облове скоплений активными (тралы, снюрреводы, закидные и кошельковые невода) и пассивными (жаберные сети, ставные невода, ловушки) орудиями лова, а также крючковыми снастями (яруса, перемёты, тролы, удочки). Промышленный лов ставными (пассивными) орудиями лова основан на активном массовом заходе стайных рыб в ставные невода, вентеря, ловушки, на объёживании рыб жаберными сетями. Промышленное ужение рыб (обычно крупных тунцов) основано на облове скоплений, которые концентрируются у борта судна при выбрасывании в качестве приманки мелкой рыбы.

Типичными стайными рыбами является большинство пелагических промысловых рыб. Таковы сельдеобразные: сельди океанические

(атлантические и тихоокеанские); сельди проходные (каспийско-азово-черноморские и атлантические «алёзы», северо-американские менхедены и шеды); различные океанические сардины, мелкие сельдевые рыбы (шпроты, анчоусы, тюльки); ставриды, скумбрии, сайра, мойва. Стайный образ жизни ведут многие пресноводные промысловые объекты: мелкие лососеобразные (корюшки, ряпушки), тюльки в водохранилищах, чехонь, укляя, а также сиговые.

Вне стаи такие рыбы обычно не встречаются, а будучи отсажены в отдельную ёмкость («одиначку») демонстрируют стресс, дискомфорт, депрессию, выражающуюся в понижении или увеличении двигательной активности, прекращении питания, апатии, учащении дыхательных движений. Ставрида в бассейне наедается полностью при численности более 9 экз. Одиночная рыба съедает в 4-5 раз меньше (Ishiwata, 1979, 1979A). Стая стремится сохранять свою целостность. Если стая пелагических рыб «разрезается» ваером трала на части, в створе трала и вне его, стая соединяется в той части, которая больше по численности (Коротков, Кузьмина, 1972).

Стайность может выражаться в разной степени. Есть рыбы со средней и низкой степенью групповой объединенности, но встречающиеся и по-одиночке. Эти рыбы при некоторых условиях более или менее легко впадают в «агонистические» отношения (случайные, временные или постоянные стычки). В Черном море это смарида, ласкирь, зеленушка, бычки, тресковые. В пресных водах это обычно стайная верховка, молодь проходных лососей, ряд пресноводных лососевых и карповых рыб.

Стайность и ее антитеза **доминантно-соподчиненные** отношения могут наблюдаться в зависимости от ряда условий – в частности от величины группы. Весьма драчливые форели, мальки кижуча и сёмги, верховки при содержании в большой массе (десятки особей) ведут себя как стая экvipотенциальных особей, даже осуществляют согласованные маневры подражая окружающим особям (рис. 7.1).



Рис. 7.1. Согласованное движение массы радужной форели

Терминология касающаяся **размера стаи** при непосредственном наблюдении за поведением рыб имеет применительный для конкретного исследования характер. Например, И.С. Гусарова с сотрудниками (2012) при подводных наблюдениях в литорали о. Рейнеке (зал. Петра Великого) использовали следующие размерности: 1) встречаются единично (1-5 шт.), 2) группами (6-25 шт.), 3) стаями (25-100 шт.), 4) косяками (до 500 шт.). Типизацию объединений (групп, скоплений, агрегаций, стай, косяков) рыб дают А.Н. Пробатов и В.А. Пупышев (1972): косяк – большое промысловое скопление, стая – группа (две и более особи) перемещающаяся как целое. Специально оговоренная терминология вполне понятна, но могут использоваться и иные критерии. Следует иметь в виду, что «чем крупнее хищник, тем индивидуальнее себя ведёт и тем меньше особей составляют группировку» (Пупышев, 1967, стр. 65). Стаи у крупных летучих рыб (родов *Hirundichtys*, *Cypselurus*) менее многочисленны (до 10 особей) чем у мелких (родов *Exocoetus*,

Paraexocoetus) – до нескольких сотен (Саускан, Серенко, 1971). Отнесение рыб к крупным и мелким также может оговариваться в каждом отдельном случае. И.С. Гусарова с сотрудниками (2012) различали мелких – 8-12 см, средних – 12-20 см, крупных – 20-30 см и очень крупных – 30-40 см. Есть и более крупные рыбы – тунцы, акулы, окунеобразные, аравановые, карповые, окунёвые.

В отличие от вынужденных или временных скоплений рыбы в стае имеют взаимное притяжение и способность к целесообразному совместному маневру. В зависимости от условий и состояния особей стая может быть поляризованной (при движении или когда находится в стационарном состоянии на течении или аморфной при отдыхе или питании (рис. 7.2)).

И стая и агрегация в некоторых случаях (невозможность оторваться от напада-



Рис. 7.2. Масса радужной форели во время питания



Рис.7.3. Рой сардины на мелководье (http://sphotos.ak.fbcdn.net/hphotos-7_184880_n.jpg)

ющих хищников, особое влечение друг к другу) могут формировать «рой» – временное состояние группы, характеризующееся очень плотным расположением особей, вплоть до физических контактов. Рои образуют сардины при нападении хищников и других стрессах (рис. 7.3).

Лососи, ведущие в море одиночный, «рассыпной» (Шунтов, 2014) образ жизни формируют рои или по терминологии американцев «мельницы» (mills) в море при подходе к нерестовой реке или в эстуарии нерестовой реки (Яржомбек и Нестеров, 2007).

Особый интерес рыболовства представляют большие скопления промысловых рыб. В.К. Коротков (2010) сообщает о стаях перуанской ставриды, которые днём на глубине 200-250 м имели размер 5-200 м (чаще всего 10-60 м) и высоту 2-18 (обычно 2-8) м. Ночью они поднимались до горизонта 0-60 м (главным образом, 20-50 м) и имели размер 10-200 (обычно, 18-60) м и высоту 3-10 (обычно, 4-7) м.

Косяки многочисленных промысловых рыб могут быть огромны. При помощи эхолота размеры скоплений атлантических сельдей оценивались десятками километров (Чуксин, 1972). При помощи лазерного устройства «Лидар» с самолёта на Аляскинском шельфе оконтуривались косяки мойвы размером более 1 км и агрегации косяков до 10 км – численность определяемая многими миллиардами (Кудрявцев, 2013). Косяки кефали-лобана имели размерность 12×12×4,5 м – численность несколько тысяч. А.Е. Толкунов (2009) описывает типичную стаю черноморского шпрота: поперечник – 24-26 м, толщина – 1,5-1,8 м, объём – 900-1200 м³. Многочисленные тресковые рыбы – минтай, путассу, трека, пикша, сайда, сайка образуют большие промысловые скопления. Молодь многих донных и придонных рыб также как правило ведёт стайный образ жизни. Огромные (миллионные) стаи молоди (2-15 см) наблюдаются в прибрежной водной толще.

Стайность наблюдается у многих донных и придонных (т.н. демерсальных) рыб – султанки, групперы, смариды, сайда и др. После увеличения размеров многие рыбы становятся одиночными и даже агрессивными к особям своего вида (кижуч, сима, чавыча, кета, бычковые, хирурги, аю, ротаны, скорпены).

Ряд пресноводных промысловых рыб также ведёт стайный образ жизни. Это обитатели озерной эпипелагиали (уклея, верховка, ряпушка, корюшка, снеток), больших рек (чехонь, толстолобик). Небольшие стаи образуют обитатели текучих ручьёв (пескари, голяны, голец-мальма, ленки, хариусы). Для того, чтобы образовалась стая, рыбы должны оказаться в пределах контакта, – прежде всего визуального, а затем подойти к стае на некоторое характерное расстояние.

Д.В. Радаков (1972) при исследовании поведения стайных рыб различал функциональные состояния стай:

1) ходовая стая – особи поляризованы – все особи плывут в одну сторону;

2) стая с круговым обзором в состоянии покоя – рыбы малоподвижны, ориентированы беспорядочно, что обеспечивает круговой сторожевой обзор;

3) оборонительная стая – сильно уплотненная, поляризованная в зависимости от расположения и движения нападающего хищника или другого пугающего объекта;

4) питающаяся стая (планктофагов) – ориентация типа круговой обороны, движения быстры и неравномерны, с нацеленными бросками;

5) питающаяся стая хищников – рыбы ориентированы головами в сторону жертв или образуют вокруг них «карусель».

Уровень организации стаи может быть формализован, например формулой Ферстера (Герасимов и Лапшин, 2009), показывающей степень однообразия поляризации особей в стае. Этот показатель изменяется от 0 (беспорядочное расположение) до 1 (все особи ориентированы в одну сторону).

$R = 1 - H/H_n$, где H – показатель энтропии, H_n – показатель однообразия направленности. Высокая степень поляризации стаи характерна для движущейся стаи при миграции, перемещении, совместном питании, при совершении оборонительных маневров (см. рис. 7.6).

У отдыхающей или кормящейся стайной рыбы при отсутствии течения поляризация может иметь нулевое значение. Кормящаяся стая может быть «однослойной», как у скумбрии кормящейся планктоном и плейстоном у поверхности воды (см. рис. 7.6) или донных рыб осваивающих кормовое пятно как у барабулей (см. рис. 7.6). В пелагиали стая имеет вертикальное, порой многометровое развитие (шпрот, тюлька, сайка, ставрида, окунь-кляува).

Роль зрительного контакта при составлении демонстрируется в экспериментальных условиях. В бассейне разгороженном прозрачными перегородками при обычном комнатном освещении (300-700 лк) отдельная верховка повторяет направление движения стаи, если расстояние до стаи меньше 90 см и она имеет возможность отчетливо видеть стаю (Радаков, 1979). В темное время суток стаи распадаются, скопления становятся более рыхлыми и отдельные стаи сливаются в обширные аморфные косяки. С рассветом рыхлые скопления снова уплотняются и разделяются на отдельные стаи (Павлов Д.С., 1972, Riley et al., 2014). При распаде на мелкие плотные стаи «личный состав» их меняется. Поддерживать стайность и ориентацию пелагическим рыбам помогает специфическая окраска. Часто это характерные для вида полосы и пятна, у глубоководных стайных рыб для этого служат светящиеся органы – например, у многочисленных светящихся анчоусов. С. Розенталь с сотрудниками (Rosenthal et al., 2015) наблюдали в стае (150 экземпляров) молоди нотемигонусов спонтанные немотивированные очаги двигательной активности передающиеся всей стае по типу сетевых взаимодействий.

Объединенность может проявляться не только у большого числа особей. Для коралловых рыб-бабочек (*Chaetodon semilarvatus*, *Heniochus intermedius*) характерно парное обитание (рис. 7.4) не связанное с нерестом. Две, реже три особи постоянно находятся в пределах визуального контакта и согласованно перемещаются на значительные расстояния.

Мальки нерки в озерах образуют стаи. Стаями же они (уже покатники) выходят из глубин озера в реку для ската – в р. Озерная из оз. Курильское, в р. Дальнюю из оз. Дальнее, в протоки из озёр Азбачье, Крюминское. Бурное турбулентное течение на стрежне и мутность во время ската рек Озерная, Хайлюля, Камчатка наверняка не позволяет покатникам нерки осуществлять какую-либо взаимную ориентацию. Будучи вынесены на отмель скопления мальков нерки стайного поведения не демонстрируют. В то же время, покатники кеты и горбуши наблюдались мною в реках Паратунка, Дранка (Камчатка) в виде небольших стаяк. Об этом пишет ряд авторов (Рослый, 2002, Riley et al., 2014). Одиночные резиденты (кижуч, чавыча, семга) во время ската формируют организованные стайки (Riley et al., 2014).



Рис. 7.4. Пары рыб-бабочек

СТРУКТУРА СТАИ

По данным Ю.В. Герасимова и О.М. Лапшина (2005) прибрежные черноморские рыбы при промысле весьма четко делятся на две группы. Первая (сарган, ставрида, кефаль, смарида, барабуля) демонстрирует высокую 4-5 по 6-балльной шкале степень групповой объединенности. Эти виды характеризуются также высокой подвижностью и групповым маневрированием. Вторая группа (ласкирь, зеленушка, горбыль, бычки, рулена, скорпена) по всем этим показателям уступают первой группе – показатели от 0 до 3.

При движении многочисленная поляризованная стая получает ряд преимуществ, в частности – снижение энерготрат на движение. Структура стай может быть различна. Вопреки соображением В.В. Шулейкина (1968), Д. Вейхса (Weihhs, 1973), которые полагали, что рыбы в движущейся стаяе, как журавли в небе, должны располагаться в некотором рациональном порядке (например, в «шахматном»). Выигрыш должны получать рыбы внутри стай. Однако, эмпирические исследования упорядоченности в стаяе не обнаружили (Partridge, Pitcer, 1979). Рыбы не обязательно выстраивались между двумя впереди идущими, а могли плыть плотным «туськом». Плывущие рядом не обязательно ундулировали в противофазе. Важным для рыб в стаяе, якобы, является наличие широкого обзора и возможности маневрирования. При опасности стая может образовать плотный клубок, в котором каждая особь прячется от опасности за соседями, как рекомендуется людям инструкциями по личной защите от террористов.

Расстояние между рыбами в стаях в пелагиали некогда путём фотографирования и визуальных наблюдений из обитаемых подво-

дных аппаратов оценены Л.И Серебровым (1976). Он пришёл к выводу, что средняя дистанция в стаях самых разных стайных пелагических рыб в среднем составляет 2,44 длины тела: хамса (*Engraulis encrasicolus*) – 2,62, мойва (*Mallotus villosus*) – 2,75, сайка (*Boreogadus saida*) – 2,24, мелкая треска (*Gadus morhua*) – 2,19, атлантическая сельдь (*Clupea harengus*) – 2,26, макрурус (*Macrourus* sp.) – 2,59, бекас (*Centriscoops* sp.) – 2,44. Из этого положения происходит практическое следствие. Если принять, что объём пространства приходящийся на одну особь в стае составляет куб, расстояния между рыбами R3 (в длинах тела) (Сумерин и Колодницкий, 1989), а объём тела у большинства промысловых рыб близок к 0,01L3 (соей доле куба длины), то заполнение объёма стаи телами рыб может быть вычислено как 0,01/R3. Заполнение колеблется от 0,00016 (0,016%) при расстоянии между рыбами (между «центрами тяжести») равном 4L до 0,08 (8%) при расстоянии 0,5L. Среднему расстоянию между рыбами 2,44L в пелагической стае соответствует в таком случае заполнение объема на 0,076%. Однако, это правило применимо не всегда. Обратный расчет по эхолотным данным А.Е. Толкунова (2009) показал, что заполнение объема в стае шпрота (*Sprattus sprattus falericus*) 11-16%. Из этого следует, что расстояние между особями шпрота в стаях не более половины длины тела. Изучение «стрессированных» стай в аквариумах и бассейнах (Карпенко и др., 1998) дало значительно меньшие величины чем в естественных стаях – до 0,26-0,42 длин тела.

Измерение расстояний между рыбами в литорали и эпипелагиали на фотографиях, снятых в основном сверху – с пирсов, мостов, скал, наклонных шестов, с вертолёт (см. рис. 3.1), а также под водой (Яржомбек, 2009, Яржомбек, 2010, Яржомбек и Самарский, 2003, Яржомбек и Нестеров, 2007, Яржомбек и Бадулин, 2008) (рис.7.5, 7.6) приведены в табл. 7.1.

Таблица 7.1.

Расстояние между рыбами (с фотографий)

Рыбы	Ситуация	Длина, см	Промежуток, Дл.
Скумбрия	Фильтрация	18	0,1-0,5 (0,24+0,025)
Нерка	Ход на нерест	55	0,1-2 (0,5)
Нерка	Преднерест. скопл.	55	0,1-2
Горбуша	Ход на нерест	50	0,1-1 (0,5)
Горбуша	Предходовой рой	50	0,1-1 (0,5)
Полурыл	Поляризованная стая (150-200 шт.)	14	В среднем 0,1
Полурыл	Защитный маневр	14	В среднем 0,05
Барабуля	Питание	14	0,01-0,5 (0,025)
Харенгула	Отмель, питание	7	0,1-1
Коралловые, смеш. стая	Риф, питание	20-25	0,1-3
Рыбы- бабочки	Пары, риф	13-17	0,5-5
Окунь-антис	Придонная стая	20	1

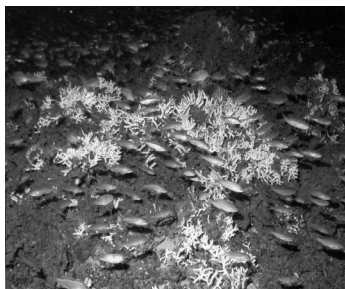


Рис. 7.5. Стая придонных каменных окуней-антиасов на глубине 100 м (Roberts, Hirshfeld, 2004)



а



б



в



г



д



е

Рис. 7.6. Примеры фотосъемок стай рыб через поверхность воды: а – стая питающейся скумбрии; б – стая полурылов; в – реакция стай на приближение крупных рыб; г – скопление нерки перед нерстом; д – «рой» горбуши перед анадромным ходом; е – питающаяся стая султанки

Кормящаяся посредством фильтрации стая скумбрии была плоской, однослойной, привязанной к поверхности воды, где она собирала планктон. Стая султанки была однослойной, привязанной ко дну. Стая мелких рыб была практически однослойной, поскольку находилась на мели с глубиной не более 10 см. Однослойными же были стаи лососей держащихся дна. Стаи полурылов (*Coelorhynchus* sp.) имели вертикальное развитие в 3-4 «эшелона», что учтено при расчетах. Можно видеть, что на мели у дна, в литорали и вблизи от поверхности в эпипелагиали расстояние между рыбами в стаях значительно меньше чем у пелагических и близко к тем расстояниям, которые наблюдались у стрессированных стай. В публикуемых фотоматериалах также можно получить сведения о конструкции стай. С. Робертс и М. Хиршфилд (Roberts, Hirshfeld, 2004) приводят фото сделанное на глубине около 100 м, где группа каменных окуней (*Anthias anthias*) численностью более 100 представляет собой однослойную стаю у дна с расстояниями между особями от 0,2 до 1,5, в среднем менее 1 длины тела. Н.П. Пахоруков с соавторами (2014) приводят сведения о структуре стай, наблюдавшихся на глубинах до 700 м из ОПА «Север-2». Окунь (*Helicolenus moucheri*) длиной 15-30 см: стаи численностью 5-300 особей, расстояние между рыбами 0,7-1,5 м (2,3-10 длин тела); серебрянка (*Argentina sialis*) длиной 5-15 см: стайки по 3-6 особей: расстояние 0,8-2 длины тела. Ставрида (*Trachurus* sp.) длиной 16-18 см: расстояние между рыбами 1-2 длины тела, плотность до 70 особей в м³; миктофиды (*Diaphus* sp.): малочисленные стайки (3-5 экземпляров) очень малой плотности; желтопёрый тунец (*Thunnus albacares*) на глубине 155-165 м: длина тела 80-150 см: стаи по 10-90 особей, расстояния между рыбами относительно короткие – 0,5-2,5 м.

Для плоских однослойных стай биомасса очевидно должна рассчитываться на единицу площади или на объём, где «толщина» стай может мыслиться как высота тела рыбы. Если принять обычную высоту тела 0,2L, то при расстоянии между «центрами тяжести» рыб равном одной длине тела (L), объём рыб будет составлять приблизительно 0,05 (5%) объёма стай. При уменьшении расстояния между рыбами доля рыб в объёме стай будет увеличиваться в пределе до толщины тела, когда рыбы уплотнятся в объёме «как сельди в бочке». Конкретно, расчетный объём (биомасса) рыб в однослойной стае как функция расстояния между рыбами, в длинах тела: 3 L – 1,67%; 2 L – 1,25%; 1 L – 5%; 0,5 L – 20%; 0,1 L – 50%.

Одновидовые объединения

Некоторых рыб можно считать «факультативными» стайными видами – их можно наблюдать как по-одиночке, так и в стаях.

Стаи ставриды – типичное явление, но мне приходилось наблюдать на Черном море одиночных ставрид «пасущих» стаю атерины, одиночных каранксов, страшилок на Красном море.

Несмотря на сугубую важность минтая для рыбного хозяйства до сих пор нет определённых сведений об его стайности помимо нерестового периода и нагула. Огромные плотные скопления нагульного минтая могут не быть стаями в точном смысле слова, а скоплениями обусловленными многочисленностью. При промысле дрифтерными сетями в прибрежье Северных Курил в уловах иногда встречались одиночные особи крупного минтая. Факультативно стайными рыбами являются большинство придонных промысловых тресковых рыб. В быстро перемещающихся пелагических стаях (тунцы, ставриды, скумбрии, сельди, сардины), рыба сортируется по размерам из-за различий в доступных скоростях плавания.

Концентрация лососей в море может быть определена по уловам активных (трал) и пассивных (дрифтерные сети) орудий лова. Уловы тралов дают интегральную характеристику обилия рыбы на акватории. Во время «хода» горбуши наблюдались местные «пятна» с концентрацией порядка 1000 особей на квадратный километр (Старовойтов и др., 2010). В этом случае среднее расстояние между рыбами порядка 30-40 м – недостаточно для зрительного контакта, но статистические закономерности распределения предполагают непременно образование временных скоплений. Скопление лососей в море скорее всего имеет случайный характер. Обычная концентрация, определяемая по уловам дрифтерных сетей – несколько десятков штук на квадратный километр (Яржомбек, 2009; Яржомбек, Абрамов, 2014). В проливах и в предустьевых пространствах этот показатель может превышать 1000 экз. на квадратный километр. Возможно, особи временно тяготеют друг к другу как к неким ориентирам или «землякам», но в одних и тех же районах обитают и мигрируют особи разных видов, разных стад и разных возрастов – с разными онтогенетическими стратегиями и сиюминутными мотивациями. Концентрации и доля в уловах других проходных лососей (кета, нерка, кижуч) в эпипелагиали океана в несколько раз меньше чем у горбуши. Неизвестно, отличаются ли лососи в море особей своего вида от чужих. В море лососи разных видов внешне очень похожи. В несколько штук недалеко друг от друга. Трудно сказать имеют ли лососи в море взаимное влечение хотя бы в какой-то мере. Лов происходит на путях нерестовых миграций, например, в районе Первого Курильского пролива, где большие массы рыбы концентрируются естественным образом. Специальных наблюдений этих явлений не имеется, но на одиночность указывают косвенные факторы. В.П. Шунтов (1997) в своей книге неоднократно подчеркивает, что данные уловов и записи эхолота указывают на то, что в открытом море лососи не образуют скоплений. В научной статье (Шунтов и Темных, 2004) также подчеркивается, что «лососи не являются косячными рыбами». На это указывают и другие публикации. Динамика попадания рыб в сети, как правило довольно равномерная, в соответствии со случайным распределением рыб по акватории (Яржомбек 2011А). При создании искусственного локального стада

радужной форели в заливе Балтийского моря (Воловова, 2011) рыбы с выработанным условным рефлексом синхронно реагируют на привлекающий звуковой сигнал и образуют скопления для питания.

При подходе к устьям нерестовых рек концентрация лососей, судя по уловам, многократно возрастает естественным образом, а перед началом хода вверх по рекам они образуют плотные «рои» численностью от нескольких штук (кижуч), сотен (нерка) до тысяч (горбуша). Эти рои можно наблюдать в эстуариях и в предустьевой акватории моря даже на расстоянии в милю от берега. Рыбы находятся на самой поверхности в слое воды опресненной реками. Рыбы в роях расположены почти вплотную, демонстрируя взаимное влечение, по-видимому пока не связанное с нерестовым поведением. Эти рои однослойные – в море над поверхностью выступают спинные плавники. В море эти рои имеют хаотическую ориентацию (Кудрявцев, 2013) или находится в медленном вращательном движении (мельницы), в эстуарии на мелководьях лососи ориентированы головой против течения (см рис. 7.5 г, д). При приближении судна, человека или медведя они бурно уходят на несколько десятков метров, но через 15-20 мин возвращаются на прежнее место. Рои кеты в море наблюдаются в зал. Мордвинова (ЮВ Сахалин). Рои горбуши сфотографированы нами (Яржомбек, Нестеров, 2003) в эстуарии р. Хайлюля и наблюдались в эстуарии р. Дранка (СВ Камчатка), рои нерки наблюдаются в предустьевом пространстве р. Озерная (ЮЗ Камчатка). Можно было наблюдать и небольшие предходовые скопления кижуча (Яржомбек, 2010, 2011). В.П. Шунтов (1997) описывает наблюдавшиеся с самолета плотные скопления преднерестовой горбуши в зал. Анива (Южный Сахалин). В составе роёв рыбы ещё не имеют выраженного брачного наряда, не агрессивны и не демонстрируют нерестового поведения. В это время по-видимому завершается осморегуляторный метаморфоз – превращение морской рыбы в пресноводную. После этого возвращение рыбы в море невозможно (Fontene, 1975).



Рис. 7.7. Ход горбуши (эстуарий р. Хайлюля СВ Камчатка)

После роения лососи начинают анадромную миграцию к нерестилищам – в верховья рек, а нерка к озёрам как косяками, стаями, небольшими группами, так и поодиночке (рис.7.7).

Стайная объединенность при попадании в открытое пространство может появляться у зарослевых рыб не являющихся стайными. Молодь карасей, плотвы и леща в экспериментах Герасимова и Лапшина (2009) демонстрировала четкое стайное пове-

дение. Карпы (20-25 см) случайно ушедшие из сетного садка, в котором их выращивали в Пярнуском заливе на Балтике встречались мною в виде стаи не только в бухтах, но и в отдалении от берега. Это явление на черноморских рыбах (табл. 7.2) наблюдали В.В. Выхребенцев и Н.В. Савченко (1972, стр. 130): «При уменьшении степени снабжения убежищами появляется необходимость во временной или частичной агрегатности как компенсирующем защитном качестве». Однако, в таких факультативных скоплениях рыбы при опасности только прячутся друг за друга и бросаются в рассыпную при неожиданном нападении, но согласованных защитных маневров обычно не производят.

Таблица 7.2.

Характеристики стайности рыб по 5-балльной шкале (Высребенцев, 1978)

Виды	Связь с субстратом	Групповая объединенность	Подражание	Групповой маневр	Минимальное подпускание длины тела
Камбала	5	0	0-1	0	1-2
Скорпена	4-5	1	1-2	1-2	0,5-1
Бычек	4	1-2	2	2	2-4
Губан	3-4	3	3	3	4-6
Ласкирь	2-3	3	4-5	4-5	5-8
Ставрида	1	4	4-5	5	12-16
Хамса	0	5	5	5	12-16

Временные пары образуются у многих видов донных рыб во время нереста (бычки, колюшки, цихлиды, сомы, лососи). После нереста такие «союзы», у многих видов распадаются и заботой о потомстве занимается одна особь из пары, обычно самец (колюшки, бычки, сомы, тилипии, терпуги, пинагоры, сродночелюстные).

Систематически близкие и сходные по габитусу, обитающие на одной территории рыбы могут демонстрировать существенные различия в поведении. В зал. Петра Великого окуни рода *Sebastodes* восточный, трёхполосый и малый различаются по подвижности, привязанности ко дну, групповой объединенности, реакции на соседей (подражание, безразличие, агрессивность) и привязанности к убежищам (Маркевич, 1991), что позволяет им осваивать разные пищевые ниши и ослаблять межвидовую конкуренцию. Подобные отличия у трёх видов терпугов (род *Hexagrammos*) бурого, пятнистого и зайцевого обнаружил В.Е. Гомелюк (1991), но в данном случае эти виды отличались и особенностями мест обитания (скалы, открытые участки, заросли ламинарии). А.Д Мочек и А. Сильва (1975) описали различия в поведении желтой ронки (*Haemulon sciurus*) и обыкновенной ронки (*H. plumeri*) на рифах Кубы. У желтой ронки крупные самки обычно одиночны, привязаны к пещеркам, более мелкие могут обитать в убежищах группами. Крупные особи обыкновенной ронки охраняют



Рис. 7.8. Стайка рыб-белок в общем убежище

территорию до 2 м в поперечнике, более мелкие обитают стайками и не имеют территориальной привязанности. В траловых уловах преобладает обыкновенная ронка. Иногда несколько рыб используют одно убежище (рис.7.8).

Мальки минтая ассоциировались с крупной жгучей медузой-цианеей. Однако, при пугающем стимуле они не прятались среди щупалец, а уходили в глубину (Van Hyning, Cooney, 1974).

Семейные группы наблюдаются у рыб с развитой заботой о потомстве. Они состоят из одного или обоих родителей и личинок или даже мелких мальков. Это в основном промысловые мелкие тропические виды. Однако, в аквакультуре используются тилляпии, личинки которых прячутся в жаберной полости родителя. Есть сообщения о заботе о личинках у самцов пинагора и других видов.

Стаи, состоящие из разных видов

Кроме одновидовых и приблизительно одноразмерных рыб стаи могут быть сформированы из особей разных видов (Пупышев, 1987). В открытом море наблюдаются не только ситуативные агрегации, но и поляризованные стаи состоящие из совместно обитающих барракуд, элагатов, сериол, ваху, акул и даже дельфинов. Калифорнийская ставрида встречается как в чистом виде, так в смеси с перуанской ставридой и сардиной (MacGregor, 1966). Б.В. Выхребенцев, Н.В. Сафонов и А.В. Орлов (1985) из подводного аппарата изучали смешанные скопления состоящие из этелисов, джакасов, полиприонов, апуку, а также акул в непосредственной мирной близости друг от друга на глубинах



Рис. 7.9. Смешанная стая абудефдуфов, губанов и попугаев

более 150 м в придонном слое на банках Индийского океана. Среди придонных и рифовых рыб наблюдаются скопления из двух и более видов (рис. 7.9).

Обычно это «бродяги», которым не досталось подходящих домашних участков. Их объединение может доставлять одностороннюю или взаимную выгоду. Так, растительноядные «бродячие» рыбы-хирурги образуют общие стаи с некрupными хищниками-эупомacentрусами и другими

видами. Такие стаи меньше подвергаются агрессии территориальных особей этих же видов. Растительоядные получают возможность щипать траву на чужом охраняемом участке, а хищники хватают спугиваемую живность (Gushiyama, Murakami, 1979). В.Н. Еловенко (1995) описывает объединенные стаи кефали и воблы, которая питается гидробионтами при собирании кефалью детрита, а также стаи воблы и уклей, которая укрывается в стае воблы от хищников. Стайки горчака содержат не только разноразмерных особей, в которых более старшие особи с продвинутым развитием обонятельной системы «дают пример для подражания» в фуражировании и защитном поведении более мелким особям, но также молодь других видов – леща, плотвы, уклей и других рыб. А.Д. Мочек (1987) описывает смешанные стайки барабулей и зеленух в Черном море, которые извлекают взаимную пользу при фуражировании. К. Гусияма и К. Мураками (Gushiyama, Murakami, 1979) наблюдали стаи состоящие из двух и более видов, как правило сходных размеров.

Особым видом разновидовых объединений является так называемое «лоцманирование». На фотографиях и видеофильмах часто можно видеть небольших рыб в непосредственной близости от акул. Они не отстают от быстро движущихся акул поскольку находятся в «присоединенной массе» воды. Кроме того, обычным является прикрепление к акулам рыбы-прилипалы.

Хищники и потенциальные жертвы могут в некоторых случаях образовывать смешанные многовидовые индифферентные по отношению друг к другу скопления (Путышев, 1987), например, вблизи от дрейфующего судна. Однако, во время пиков пищедобывательной активности хищников (утром и вечером) жертвы подвергались нападению и уходили.

Значительные скопления рыб не являющихся стайными наблюдаются и используются для масштабного промысла при нересте, нагуле зимовке. Таковы нагульные, нерестовые и зимовальные скопления камбал, трески, наваги, бычков в море, осетровые, карповые в континентальных водах.

ИЕРАРХИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ

В однородных многочисленных стаях особи «эквипотнциальны» т.е. иерархические отношения в них отсутствуют или заторможены. Поведение рыб в небольших группах, где особи могут «знать друг друга в лицо» коренным образом отличается от поведения в многочисленной стае. Элементы поведения меняются в зависимости от числа рыб в скоплении (Magurran, Pitcher, 1983). У гольянов и карасей с возрастанием числа рыб в группе от 2 до 20 увеличивается интенсивность питания, уменьшается подвижность и снижается интенсивность оборонительного поведения. Это замечено и на сельскохозяйственных животных. Куры в небольших группах демонстрируют жесткие иерархические отношения. В то же время, в массе на птицефабриках куры, чтобы не вступать постоянно в выяснение отношений стараются не смотреть «друг другу в глаза» при контактах.

Неоднократно отмечалось наличие в небольших стаях рыб (корифен, каранксов) не только доминантов, но и лидеров (Пупышев, 1978) – объектов подражания. Однако, наблюдаются и случаи настоящей агрессивной иерархии. У пары верховок (стайных рыб), отсаженных в отдельный аквариум быстро складываются иерархические отношения. Одна особь становится «доминантом» и постоянно терроризирует подчиненную особь не только при питании, но и «просто так». В группе мозамбикских тилапий во время нерестового периода один самец становится доминантом, «альфа-особью». Он отличается яркой окраской. «Бета-особь» – менее яркая, остальные не отличаются окраской от самок. Когда Альфа удаляется, Бета занимает его место. И наоборот, радужные форели с ярко выраженной иерархией при небольшом числе и многочисленном скоплении в садке или бассейне проявляют элементы стайного поведения – подражание лидерам, общий маневр, поляризация (см. рис. 8.1). В малых группах взрослых корифен (2-4 особи) всегда отмечалась строгая иерархия (Пробатов, Пупышев, 1972). Доминировал наиболее крупный самец. В более многочисленных группах (7-47 особей) корифен, ваху, барракуд, макрелей могло быть два и более доминанта, конкурирующих между собой. В больших скоплениях доминанты теряли контроль над рядовыми особями, которые также относились к ним индифферентно.

Четкие иерархические отношения наблюдаются у стайных желтохвостов (*Seriola quinqueradiata*) при обитании их мальков (2-3 см) в виде небольших (5-10 особей) групп (Sakakura, Tsukamoto, 1998). Рыбы в таких стаях четко делятся на агрессивных доминантов (10-20%), субдоминантов (10-20%) и подчиненных (60-80%). Ночью, при отсутствии зрительных коммуникаций агонистические акции прекращались, при голодании и увеличении плотности поселения агрессивность доминантных особей усиливалась. При создании стай состоящих из доминантов или субдоминантов социализация снова образовывалась в таких же отношениях. Различия особей в размерах не отражались на индивидуальной агрессивности – различия основывались на «силе характера». Доминантные особи могли в течение недели «улавливать» от собственной агрессивности и «опускаться» в социальной иерархии. Авторы полагают, что такая организация способствует выравниванию размеров особей в стае, общему выживанию т.к. отстающие в росте подчиненные особи становятся объектами каннибализма и первыми жертвами хищников при обитании небольших групп у куп плавающих водорослей и других оформленных объектов.

Высокий социальный ранг у молоди лососевых (донных, резидентных) способствует более быстрому росту (Wesche, 1974). В небольшой стайке живородок-меченосцев в аквариуме нередко наблюдается наличие агрессивной особи, которая «гоняет» всех остальных. Обычно особи с низким социальным рангом при агрессивном поведении доминанта быстро уплывают. Успех в нересте лососей прямо связан с агрессивностью особей, которая в свою очередь обычно прямо коррелирует с длиной тела. Известно не только агрессивное, но и умиротворяющее, подчиненное поведение в иерархических сообществах. Подчиненные особи при невозможности побега демонстрируют «стояние» головой вверх или вниз.

«Выяснение отношений» отмечено у серых акул (Barlow, 1974). Акулы принимают позу угрозы – голова поднимается как для широкого разевания пасти, грудные плавники опускаются, как при нападении и разрывании жертвы. Спина выгибается, а хвост опускается. Поза содежит элементы как нападения, так и готовности к бегству.

Лидерство – двусмысленный термин иногда относимый к доминантной особи. Однако, в коллективах людей и групп млекопитающих лидерство, определяемое жизненным опытом может коренным образом отличаться от доминирования. В стаях рыб, как и у других общественных животных, явственно проявляется подражание «лидерам» – особям ведущим себя уверенно, без колебаний, что обычно свидетельствует о накопленном опыте. На бойне овцы послушно идут в помещение для забоя вслед за дрессированным козлом. В стаде лошадей, где есть жеребец-доминант, лидером может выступать слепая кобыла не демонстрирующая колебаний. Уверенные действия части стада (лидеров-актёров) увлекают большую часть скопления (зрителей-подражателей). Лидерами в людских коллективах могут выступать уверенные в правоте индивиды – «пассионарии». Элементы лидерства неоднократно отмечались в поведении групп рыб. В разноразмерных стаях корифей роль лидера играет крупный самец, охотничьи действия и бегство от опасности которого повторяют более мелкие особи. Функцию лидерства может выполнять «инициативная группа» (Пробатов, Пупышев, 1968). Наличие опытных лидеров может способствовать выходу стаи рыб из сетного орудия лова.

Стая молоди карпа, несколько испуганная присутствием кормящего рыбоведа может столпиться в углу бассейна. К брошенному корму быстро подплывает и возвращается наиболее любопытная особь. Это маневр повторяют сначала по очереди, а затем группами другие и, наконец, вся группа «перетекает» и скапливается вокруг корма. Направление движению большой стаи задаёт поведение небольшой компактной группы и даже одной особи, что обнаруживается на кинограмме мобилизационно-панической реакции группы рыб (Выскребенцев, 1975). Ей подражают особи находящиеся в близком зрительном контакте, затем реакция становится лавинообразной. Такое явление наблюдается при выходе рыб из ставных неводов и тралов. Подражать рыбы могут и особям другого вида. Для того, чтобы быстрее приучить карпов брать корм не со дна, а на поверхности, к ним подсаживают форель. По сообщению В.А. Короткова уловы промысловых рыб могут упасть не в результате уменьшения численности, а по причине накопленного значительным числом особей опыта избегания орудий лова в ходе путины, которые показывают пример остальным – становятся лидерами.

ОДИНОЧНЫЕ РЫБЫ

Для ряда рыб характерно постоянное или временное одиночное обитание с равнодушным или даже враждебным, агрессивным отно-

шением к особям своего вида или других видов. Разумеется, даже у одиночных рыб во время нереста или спаривания возникает необходимость в сексуальных контактах. Представители ряда донных рыб агрессивно отстаивают участок постоянного обитания, удобный для фуражирования и обладающий или убежищем или просто ориентиром (молодь сёмги, кижуча, ротан, щука, ряд коралловых обитателей, бычков). Агрессивная территориальность может возникать у неагрессивных рыб в нерестовый период (лососи, терпуги, колюшки).

Охраняемая территория характерна для хищников-засадчиков (щука, скорпена, крупная форель, горбыль, мурена). Охраняют участок дна обитатели ручьёв, питающиеся проплывающим по течению «сносом» (молодь лососей, форели, некоторые гольцы). Оседлые растительноядные (морские рыбы-кролики, хирурги, ручьевые аю) активно изгоняют со своих «угодий» соседей и «бродяг». Донные одиночные обитатели живут на определённом, удобном для добывания корма, участке. Часто ориентиром является камень или другой заметный предмет (рис. 7.10). Они охраняют эти участки от вторжения, демонстрируя агрессивное поведение: выпады, наскоки, разевание пасти («киссинг»), растопыривание плавников и жаберных крышек, демонстрацию окраски боков, издавание угрожающих звуков.

На границах охраняемых участков между резидентами наблюдается «агонистическое» поведение (стычки, угрозы, борьба). Агрессия обычно направлена на особей более-менее сходного размера, однако рыбы-хирурги могут демонстрировать охранный поведение даже при приближении человека, плавающая «восьмёрками» над охраняемым участком даже под ногами наблюдателя, провоцируя нападение и ранение нападающего хвостовыми шипами. Крупная барракуда в эпипелагиали может проявлять агрессивное поведение при приближении подводного пловца. Бестрашно бросаются на приближающегося охраняющие кладку икры самцы колюшки, пинагора, бычков. Отмечены случаи охраны некоторого объема пелагиали, занимаемого агрегацией рыб (спинороги-баллисты, молодь тунцов и макрелей), которые изгоняют из этого объема других рыб (Пупышев, 1987).

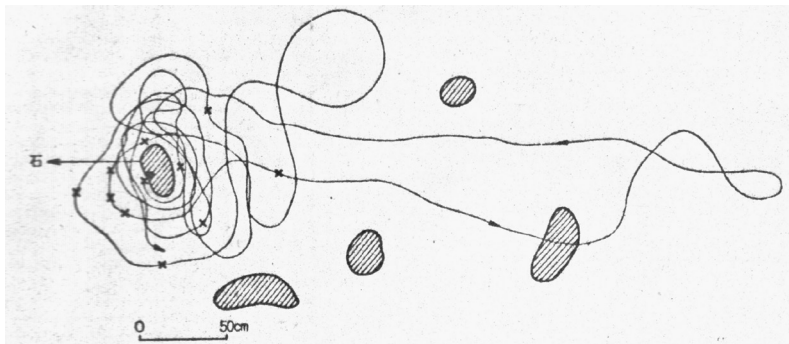


Рис. 7.10. Трассы движения бычка-пунгтунии на домашнем участке вокруг камня (Murayama, 1975)

В ряде случаев трудно найти какое-либо преимущество кроме ориентира от привязанности к неровности грунта, камню и даже заметному беспозвоночному (моллюску, звезде, ежу). Одиночный образ жизни наблюдается также у крупных пелагических хищников (акулы, барракуды).

Агрессивность является антитезой стайности в поведении мальков ряда видов лососевых во время пресноводного периода жизни. Она проявляется в разной степени у разных видов, на разных этапах онтогенеза и при разных обстоятельствах (Яржомбек, 2013).

В естественной среде агрессивно отстаивают домашний участок молодь сёмги, кумжи, кижуча, симы, чавычи, взрослой пресноводной кумжи, микижи, радужной форели, ручьевого гольца. Площадь охраняемого участка бывает различной. Она увеличивается от нескольких квадратных дециметров у ранней молоди до многих квадратных метров у подросшей молоди и взрослых туводных рыб (табл. 7.3).

Таблица 7.3.

Размер охраняемого участка мальков лососевых рыб

Вид	Размер, см	Площадь м ² /шт.	Источник
Кумжа	20-30	5-33	Wesche, 1974
Кижуч (лето)	3-12	1-5,7	Dill, 1978
Кижуч (зима)	3-12	0,5	Dill, 1978
Кижуч (весна)	3-12	0,2	Dill, 1978
Кижуч (в потоке)	-	0,05-0,1	Есин, Чалов, 2004
Кета (аквариум)	4,5	0,35	Yamaguchi et al., 1981
Семга	2,5	0,011	Бакштанский и др., 1980
Семга	4,5	0,3	Бакштанский и др., 1980
Семга	6	3,5	Бакштанский и др., 1980
Семга	9	4	Бакштанский и др., 1980
Семга	12	6,9	Бакштанский и др., 1980
Семга	15	До 76	Бакштанский и др., 1980

Агрессивное отношение к «нарушителям границ» и даже к собственному отражению в зеркале выражается в демонстрации пятнистого бока, наскоках, укусах, погоне на расстояние до 2 м. Резиденты могут не отличаться большими размерами, но «чувство правоты» придаёт им отваги. «Бродяги», не сумевшие обзавестись участком нередко сбиваются в стайки, внутри которых также наблюдаются стычки. Бродяги уступают резидентам, убегая или демонстрируя умиротворяющее поведение – «позы подчинения». В экспериментальных условиях после рассасывания желточного мешка мальки кижуча проявляют выраженную агрессивность по отношению к своему отражению (Swain, Riddle, 1990). Резиденты более агрессивны к крупным чужакам, чем к мелким и более агрессивны при высокой накормленности (Dill, 1978). Резиденты

3/4 времени проводили на своих участках, 13% времени посвящали питанию и 5% агрессии на границах участков и с «бродягами». Бродяги половину времени посвящали плаванию, 2-10% питанию и 3-10% стычкам (Puckett, 1985). Д. Чапмен (Chapman, 1962) рассматривал агрессивность мальков кижуча как фактор равномерного расселения популяции по территории. К зиме мальки перебираются на места с более тихим течением. Домашние участки сокращаются до плотности поселения 2 шт/м². Низкая температура воды понижает взаимную агрессивность (Nicolson et al., 1997). Зимой мальки кижуча выбирают убежища на тем меньших глубинах чем сильнее течение и ниже температура (Bustard, Narver, 1975). К весне взаимное отторжение еще более понижается и плотность может возрастать до 5 шт/м². Летом, не смотря на выраженную агрессивность, при мотивации направленной на противостояние внешним факторам (сильное течение, хищники) терпимость друг к другу может увеличиваться. Доминирование более крупных мальков по отношению к более мелким уменьшается при наличии общей угрозы хищников. В древесных завалах и купах водорослей – убежищах от сноса сильным течением мальки могут находиться при плотности 10-20 шт. на м² (Есин, Чалов, 2011). При подводных наблюдениях на порогах р. Порья (Кольский полуостров) можно было видеть мальков типичным для них образом противодействующих сильному течению – на валунах они «присасывались» к субстрату посредством грудных плавников. Их пугливость в это время настолько притуплялась, что до них можно было осторожно дотронуться. На относительно мелководье (глубина 1-2 м) на оз. Дальнем (Камчатка) мальки кижуча не привязаны ко дну, а кормятся воздушными насекомыми вблизи поверхности воды. Они рассредоточены, стай не образуют. При попадании на воду насекомого или при бросании в воду небольшого предмета мальки устремляются к объекту – «кто первый». При содержании большого количества мальков в тесном бассейне (несколько десятков) агрессивного поведения не наблюдается.

Сима на ранних этапах мальковой стадии развития демонстрирует стайное поведение. После достижения длины тела 20 мм на боках появляются контрастные овальные темные пятна. Постепенно возрастает агрессивность и увеличение дистанции в стаях. Появляются агрессивные резиденты и уступающие при стычках «бродяги» (Maeda, Hidaka, 1979). При смолтификации отмечено понижение агрессивности (Hidaka, Maeda, 1983). Чавыча в условиях массового выращивания не демонстрирует агрессивности (Brett et al., 1969, 1972), но в естественной среде проявляет резидентность. При выращивании товарной семги в промышленных масштабах агрессивность в садках и бассейнах не является помехой ни при выращивании товарной рыбы в морских садках, ни при выращивании посадочного материала в пресноводных бассейнах.

Молодь семги в естественных условиях делится на «резидентов» и «бродяг». (Веселов, Шустов, 1991). Площадь занимаемых участков зависит от размера мальков (м² на шт.): 2,5 см – 0,011; 4,5 см – 0,3; 6,0 см – 3,5; 9 см – 4; 12 см – 6,9; 15 см – до 76 (Бакштанский и др., 1980). К. Гуннес

(Gunnes, 1976) в рыбоводных емкостях наблюдал у 6-месячных мальков агрессивность вплоть до каннибализма. Агрессивность проявляется не только к особям своего вида (Symons, Heland, 1978).

Кумжа обитает в озёрах и ручьях, придерживается домашних участков и активно возвращается после искусственного перемещения в другое место водоёма (Timmermans, 1976, Tytler et al., 1978). Плотность распределения дикой кумжи в речках Южного Уэльса 0,03-0,19 экз./м². Количество кумжи в небольших реках лимитируется числом потенциальных убежищ (Wesche, 1974). При стычках отмечено специфическое умиротворяющее поведение подчиненных особей (North, 1979). При массовом выращивании агрессивность не проявляется или сильно ослабляется (Павлов, Костин, Пономарев, 2014), но при больших различиях в размере наблюдается каннибализм. Выпущенные особи перемещались вниз по течению на 6-9 км (Scullion, Edwards, 1979).

Дикая радужная форель демонстрирует ярко выраженную территориальность. В зимнее время с понижением температуры от 9 до 2°C молодь дикой радужной форели, как и мальки кижуча, со стрегня ручья уходит в укрытия – затененные участки, завалы брёвен, коряги – в места со слабым течением – не более 15 см/с. При обилии кормовых организмов величина охраняемых территорий сокращалась (Slaney, Northcote, 1974). Агрессивность форели возрастает по мере роста (Chiszar et al., 1975). Камчатские пресноводные микижи (рыба того же вида, что и товарная радужная форель) в реках, как показывает ловля спиннингом придерживаются домашних участков около крупных валунов. У близкого вида, американской форели-камлупс (*O. clarki*) отмечено агрессивное поведение и охрана участка (Stinger, Hoar, 1955).

Гольцы (*Salvelinus* spp.) в пределах ареала обитания представлены очень разнообразными формами. Сведения об их территориальности и агрессивности разнообразны. Р. Макникол и др. (McNicol et al., 1985) наблюдали поведение и питание молоди ручьевых гольцов (*S. fontinalis*), которые потребляли как бентос, так и воздушных насекомых. Были зафиксированы и размеры охраняемых участков, стычки с соседями. С другой стороны, наблюдения за гольцом-мальмой (*S. malma*) и гольцом-кунджей (*S. leucomaenis*) как в аквариуме, так и в ручье не показало наличия агрессивности. Т. Кубо (1967), всесторонне исследовавший поведение разных форм мальмы о. Хоккайдо, ни словом не обмолвился об охраняемых участках у молоди. На его фотографиях мальки на мелководье демонстрируют равномерное распределение с расстоянием между особями в несколько длин тела. Бентосоядные мальки питаются личинками насекомых и червями, которых нужно искать, а не дожидаться, как это делают мальки сёмги, кижуча и форелей питающиеся «сносом» на течении. Часть мальков мальмы обитает стайками в эпилимнионе оз. Сикарибэтсу питаясь зоопланктоном.

Мелкие особи ленков и тайменей встречаются в виде стаяк без взаимной агрессивности. Крупные таймени иногда встречаются парами (Цесарский, 2002).

Кета вместе с горбушей и неркой У. Хоаром (Hoar, 1976) отнесена к рыбам стайным во время малькового периода жизни. Однако имеются интересные наблюдения (Mason, 1974), что в коротких реках мальки кеты одиночны и агрессивны. Автор связывает это с тем, что в длинных реках в ходе ската рыба успевает кормиться и расти, в отличие от коротких рек, где приходится задерживаться для питания и роста. Имеются и прямые экспериментальные указания на агрессивное поведение кеты в аквариуме (Yamaguchi et al., 1981). В предустьевых пространствах моря после ската из рек удается наблюдать «эквипотенциальные» стайки мелких мальков кеты.

В больших массах (десятки особей) в замкнутом пространстве садков, аквариумов и бассейнов выращиваемые лососи ведут себя как стайные рыбы демонстрируя даже общий согласованный маневр (см. рис. 7.1). Об этом упоминают многие авторы (Павлов, Костин., Пономарёв 2014).

Горбуше и нерке не свойственно агрессивное поведение. У. Хоар (Hoar, 1976) отнес горбушу к рыбам склонным к стайности в мальковом возрасте. Мальки нерки обитают стаями сначала в литорали озера, а затем в открытой акватории. При выращивании молоди нерки в условиях как высокой, так и низкой плотности в бассейнах и небольших емкостях агрессивных актов не наблюдается (Brett et al., 1969).

ИЗМЕНЕНИЕ СТАЙНОСТИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

У сёмги, кижуча, симы, чавычи во время малькового пресноводного периода наблюдается склонность к территориальному одиночному обитанию и агрессивному поведению. При наступлении покатной стадии смолты могут встречаться в виде скоплений и даже стай. В море они ведут «рассыпной» образ жизни. При возвращении на нерест, перед устьями и в эстуариях они образуют плотные рои. Во время нерестового хода, а также на нерестилищах их скопления наблюдаются при большой численности. При формировании нерестовых пар, гнездостроении и нересте явно выражена агрессивность.

Стайность характерна для ранних стадий развития как типичных пелагических стайных рыб (сельдей, ставрид, скумбрий), так и для донных типичных одиночных рыб (пинагоры, зубатки).

Подростки щуры при переходе к хищничеству становятся одиночными обитателями. Расстояние между особями длиной 4-6 см на границе прибрежных зарослей составляет несколько десятков. Участки обитания крупных щук достигают 300 м в поперечнике.

Резидентами во время нереста становятся многие донные, придонные и даже пелагические рыбы. Охрана территории во время нерестового периода может осуществляться как одним, так и парой родителей. У колюшек, бычков, терпугов, пинагоров, терпугов, цихлид гнездо с развивающейся икрой агрессивно охраняет самец. Самец колюшки, охраняющий гнездо, бросается на любого пришельца, если это не самка своего вида. У лососей гнездовой бугор некоторое время не покидает самка. Охрана парой производителей своего гнезда наблюдается у ряда «аквариальных» видов (скалярии, петушки, макроподы, гурами).

8. ОБЪЕКТЫ И СПОСОБЫ ПИТАНИЯ

Среди рыб есть как виды специализированные по объектам питания, так и «эврифаги». Травоядные (пресноводные белые амуры, морские сиганусы, собирающие водорослевые обрастания в ручьях аю) щиплют растительность губами. Планктофаги весьма многочисленны и многообразны. Личинки большинства рыб являются и планктоном и планктофагами. Размер личинок колеблется от 2 мм у рыб с мелкой икрой до 2 см у рыб с крупной икрой (лососи). Мелкие личинки питаются коловратками, науплиями ракообразных, личинками моллюсков, более крупные планктонными ракообразными.

Личинки рыб хватают объект челюстями. У лептоцефалов угря даже имеются относительно большие зубы для удержания жертв. Следует сказать, что хотя у лептоцефалов имеется кишечник, оформленной пищи в нём никто не наблюдал. Предполагается, что они высасывают схваченные жертвы. Личинки большинства рыб зубов не имеют, и хватание жертв происходит посредством «втягивания» – резкого увеличения объема ротовой полости в непосредственной близости от жертвы (1-2 мм). Эффективность лова у них развивается не сразу. Для выбора цели личинки пользуются исключительно зрением, т.е. для питания личинок необходимо достаточное освещение – не менее 1 люкса. Ранние личинки реагируют на потенциальную жертву с расстояния приблизительно одной длины тела (рис. 8.1), т.е. не более 1 см. По мере роста это расстояние увеличивается. Личинка сельди с желточным мешком реагирует на пищу с расстояния 2-8 мм, а длиной 15-20 мм с расстояния 40 мм (Дука и Синюкова, 1975). Личинки карпа хватают любой оформленный объект вне зависимости от его пригодности для питания, например, неусвояемые скорлупки яиц атремии, которые закупоривают их кишечник и становятся причиной гибели (Яржомбек и др., 1985). Позже они переходят на пита-

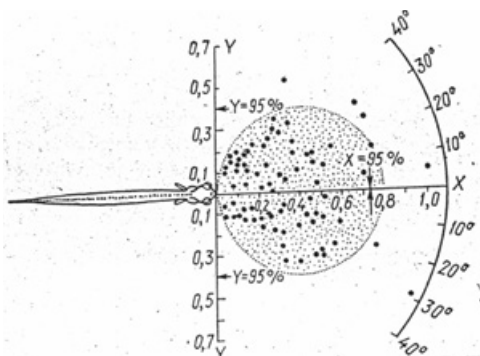


Рис. 8.1. Расстояния схватывания жертв у личинки анчоуса

ние подвижными планктонными организмами, но их можно приучить питаться «крупкой» искусственного корма. Охота ранних личинок судака также далека от целесообразности. Они могут нападать на объекты равные себе по размеру и даже больше себя. Рано развивается каннибализм. Личинку схватившую с хвоста другую личинку может атаковать следующая. Встречаются цепочки из нескольких особей пожирающих друг друга (Cull, 1980). Каннибализм у рыб широко распространен – питание личинками, мальками и молодью своего вида. Исключение составляют виды с выраженной заботой о потомстве.

Успешность атак на жертву увеличивается по мере развития личинки (табл. 8.1). Успех при первом кормлении зависит от сформированности личинки (Drost, 1987). Акт всасывания занимает 5-20 миллисекунд. Скорость втягивания жертв (науплиусы артемии, копеподы) – до 0,8 м/с. Тем не менее жертвам нередко удаётся ускользнуть.

Таблица 8.1.

Атака личинок на жертвы

Рыбы	Длина, мм	Жертва	Успех, %	Примечания
Анчоус	3,8	Коловратки	10	1-е кормлен.
	8,3		81	
Сельдь	-	Артемия	7	1-е кормл. 50 сут
	-		95	
Щука	-	Зоопланктон	30	0-3 сут 15 сут
	-		81	
Сиг	-	Зоопланктон	3,2	0-8 сут 9-16 сут
	-		21,6	
Карп	5,7	Артемия	51,2	2 сут 5 сут
	7,4		86,5	

Полноценное питание личинок требует определённой концентрации планктона для успешного поиска и освоения. Е.В. Носкова (1990) приводит сведения о питании личинок сетка копеподами. При плотности менее 100 экз/л у большей части личинок кишечника были пусты. Максимальное наполнение достигалось при концентрации порядка 200-500 экз/л. Приблизительно такие же данные имеются для личинок воблы (200-250 экз/л). Для личинок других видов приводятся иные сведения: для личинок хамсы 10-14 экз/л, для леща 1 экз/л – последняя величина впрочем кажется сомнительной.

Вся аквакультура жиждется на кормлении рыб гранулированными сухими кормами – вплоть до крупных лососей, сомов и осетров. Приучение личинок и товарной рыбы к питанию гранулами требует времени.

Способ поиска и добычи объектов питания меняется по мере развития и роста рыбы от ничтожной личинки, через мелкого малька, иногда до взрослой особи весьма крупного размера. Н.Д. Гайденок и А.Е. Исаков (2014) описывают динамику спектра питания азовской та-

рани. С начала внешнего питания – коловратки, кладоцеры, затем хи-рономиды; сеголетки после ската в море – ракообразные, черви, моллю-ски; 2-годовики – главным образом моллюски: митилястер, синдесмия, гидробия. Щурята сначала питаются планктонными организмами, а далее переходят на личинок рыб, и позже становятся типичными хищ-никами. Белый амур не сразу становится травоядным – в личиночном и раннем мальковом возрасте он питается зоопланктоном. Мальки длиной 10-15 см уже чисто травоядные. Мелкие морские рыбы питают-ся в основном ракообразными, средне- и крупноразмерные могут быть и планктофагами, и детритофагами, и бентофагами, и хищниками. Крупные новорожденные и вылупившиеся из яйцевой капсулы особи акул и скатов сразу становятся хищниками.

У большинства рыб основным приёмом **захвата пищи** является всасывание – резкое открывание рта расширение ротовой полости. Ртом всасываются объекты с расстояния приблизительно в половину величины головы питающегося. Значит, на такое расстояние рыба должна подобраться к пищевому объекту. В.Р. Протасов (1965) описы-вает действия белуги при захвате жертв. Характеристики ее зрения, малоподвижные глаза не позволяют ей прицеливаться на жертву. По-видимому мелкие рыбы не реагируют на крупных белуг как на хищников и подпускают их на близкое расстояние. Белуга производит очень небольшие броски. Перед захватом она резко выбрасывает воду через рот, закрывая жаберные щели. Затем, продолжая держать за-крытыми жаберные щели, она растягивает вниз жаберную перегород-ку, создавая в ротовой полости разрежение. При резком открывании рта вода втягивается вместе с пищей.

Взрослые **планктофаги** могут быть фильтраторами или хватате-лями. Белые толстолобики, некоторые анчоусы и скумбрии фильтруют фитопланктон. Другие фильтраторы добывают зоопланктон, ихтио-планктон, а гиганты (гигантская и китовая акулы, скат-манта) даже могут захватывать стаи мелких рыб. При фильтрации рыба широко раскрыв рот в течение некоторого времени плывёт работая хвостом время от времени делая глотательные движения. Очень широкий рот приспособленный для фильтрации при плавании на умеренной скорости имеют анчоусы, скумбрии, светящиеся анчоусы, веслоносы. Фильтрующие скумбрии захватывают разинутой пастью, ложась набок у поверхности, даже поверхностный плейстон (см. рис. 7.5.). Анчоусы, сельдь (*Alosa pseudoharengus*) и другие фильтраторы могут становить-ся хватателями, когда концентрация планктона невелика, а также, когда жертвы крупные (Janssen, 1976). Сиговые подоядя к жертвам делают частые (2-3 в сек) хватательные движения.

Бентофаги не только подбирают малоподвижных моллюсков и охотятся за подвижными ракообразными, но также могут добывать хи-рономид и олигохет из мягкого грунта.

Детритофаги (пресноводные индийские «большие карпы», мор-ские и пресноводные кефали, чукучаны) собирают губами детрит со дна

и с обрастаний. Детрит и обрастания составляют значительную часть рациона обычных карповых рыб – сазана, плотвы, леща, линя. По этой причине в аквариальных и бассейновых экспериментах не всегда удаётся установить потребность карповых в витаминах. При кормлении безвитаминным кормом эти рыбы снабжают себя незаменимыми нутриентами обгрызая стенки и подбирая детрит. Многие детритофаги и растительноядные являются «хорошо сложенными» быстрыми пловцами (кефали, чукучаны, индийские карпы). Высокие плавательные способности помогают им не в питании, а в сезонных миграциях и при избегании хищников.

Хищниками следует считать не только рыбацких, но тех, которые используют в пищу крупные подвижные организмы. Х.М. Нигматулин (2010) делит хищников на специфические группы.

1. Малоактивные «пасущиеся» хищники-собиратели: акулы (гигантская, китовая, большеротая), летучие рыбы, сайра, макрелешуки, пресноводные щуки, луна-рыба.

2. Высокоактивные нападающие хищники: акулы (белая, тигровая, мако), молоты, лисы, длиннокрылая), меч-рыбы, копрылы, змеиная макрель, большая корифена, алепизавры, кинжалозубы.

3. Хищники-оппортунисты: крупные тунцы.

Тактика фуражирования хищников (питание крупными объектами и рыбой) многообразна. Высокоскоростная киносъемка охоты жереха, щуки и окуня (15-20 см) на мелочь плотвы и леща (2-4 см) в аквариуме показала различия в тактике (Кашин и др., 1977, 1978). Жерех (хищник-«угонщик») непрерывно медленно (3-5 см/с) плавает меняя направления. Заметив жертву на расстоянии 0,5-1 м быстро разворачивается и устремляется увеличив скорость вдвое. На расстоянии порядка 2 см от убегающей жертвы он в течение 60-80 миллисекунд хватается жертву открывая и закрывая рот. При промахе делает ещё несколько бросков. Известны факта упорной погони крупной (2 м) меч-рыбы за небольшими (0,5 м) тунцами (Божко, 1975). На использование меч-рыбой своего «меча» для поражения указывают находки обломков рыла в теле акул и раны на теле, хотя считается, что «меч» служит в основном для обеспечения сверхскоростных бросков. Хищник-«засадчик» щука обычно неподвижна. Заметив жертву на большом расстоянии быстро поворачивается, на значительной скорости (0,5 м/с) приближается на расстояние порядка 20 см, затем медленно (от 2 мм/с до 3 см/с) подплывает почти вплотную, принимает S-образную стартовую позицию и делает бросок. Изучение тактики охоты щуки (Webb, Skasden, 1980) показало, что хватание сбоку даёт меньше возможностей жертве избежать направления атаки. Щука может также охотиться как жерех. Типичными хищниками-засадчиками в море являются скорпены, дракончики, рыбы-удильщики и другие малоподвижные большеротые рыбы. Речные окуни обычно медленно плавают вблизи дна или в тени. Заметив жертву приближаются рывками с остановками, во время которых «следят». За несколько сантиметров до цели увеличивают скорость до

60-80 см/с. При промахе повторяют преследование. Жертвы не реагируют на медленно приближающегося хищника. При промахе хищника они делают несколько рывков на 5-10 см сначала быстрых, потом всё более медленных по причине утомления. «Висящие» у поверхности воды барракуды по-видимому усыпляют бдительность жертв своей неподвижностью. Многие донные хищники – скорпены, бычковые, рыбы-клоуны малозаметны благодаря камуфляжу. Звездочеты почти целиком зарываются в песок. Цихлида *Haplochromis livingstoni* ложится на дно на бок притворяясь мёртвой (МакАе, 1981). Хищники бросаются на жертву, направляясь на её оптический центр, упреждения как правило не наблюдается. Хищные рыбы не пересекают траекторию жертвы, не движутся на опережение, им не хватает «сообразительности» обойти ширму, за которой скрылась жертва рациональным образом (Очинская, 1972).

Хищники с режущими зубами (акулы, гемпилы, пираньи) могут откусывать кусок жертвы или сильно её ранить, чтобы потом окончательно растерзать или проглотить целиком. В желудках крупных сельдевых акул лососи (до 1,4 кг) и сельди находились в цельном виде. В желудках тропических акул наряду с цельными рыбами встречались куски крупных тунцов (Осипов, 1968). При изучении травм лососей (Шевляков и др., 2006) наблюдаются глубокие раны нанесённые кинжалозубами, причем лососи могут быть крупными и недоступными для проглатывания. То есть охотничий инстинкт может быть не вполне целесообразным.

Тактика при нападении различна. Мелкие стайные рыбы не беззащитны. Несмотря на меньшую скорость они более маневренны и менее инерционны. Стая не даёт возможность хищнику сосредоточиться на определённой жертве. Такими могут быть помеченные раной или больные. Одиночный хищник сделав короткий (порядка 1 секунды) наскок на стаю и не добившись отделения единичной особи обычно оставляет её на некоторое время в покое. Стайные хищники более эффективны. Стайки (5-10) желтохвостов (*Seriola lalandei*) при нападении на стаю мелких ставрид отсекали группу жертв (порядка 300), загоняли на мелководье и пожирали. Менее подвижных рыб они отсекали от стаи, отгоняли в пелагиаль, окружали и расправлялись (Schmitt, Strand, 1982). Подобные наблюдения имеются относительно охоты каранксов на анчоусов (Major, 1978). Эффективность охоты увеличивалась при нападении стай, причем более успешны были идущие впереди лидеры. Успех охоты хищников на жертв далеко не 100%-ый. При исследовании охоты щук, форелей, малоротого, большеротого и каменного окуня только у форели и большеротого окуня успех сопутствовал в 60-70% атак. У других хищников успех наблюдался менее чем в 35% случаев. При убежании жертвы начало преследования имело латентный период – в среднем 0,1 сек, что давало возможность жертвам совершить маневр или уйти в убежище. Преследование длилось как правило менее 1 сек причем скорости преследования были всего 15-40 см/сек (Webb, 1984). Скорость преследования жертвы гораздо меньше чем при реакции на испуг. Успешны могут быть акты появления больных или осла-

бленных особей, или сильно отличающихся размерами и скоростными возможностями и отставших от убегающей стаи. Исследование пяти видов африканских хищных рыб показали, что после неудачных попыток схватить бойких *Dascillus aruanus* они предпочитали нападать на более доступных жертв (Coates, 1980).

По анализу ориентации жертв (корюшка и сиг) в желудках кумжи и судака (Vehanen, Hyvarinen, Huusko, 1998) было установлено, что кумжа после схватывания жертвы вне зависимости от вида и размера заглатывает ее чаще головой вперед (66%), а судак с одинаковой частотой головой или хвостом вперед. С головы предпочтительно хватаются колючие рыбы. Мелкие захватываются с хвоста, а более крупные с головы. Щука схватив малька неудобным образом, например, поперёк может отпустить жертву и перехватить. Отмечается что вообще чаще добычей становятся мелкие жертвы (4-8 см). Спектр жертв меняется с возрастом. Беспозвоночные пропадают из спектра питания форели на 2-м году жизни, а у судака на 3-м году. Охота судака приурочена к сумеречному времени, в то время как форель питается в светлое время суток. Оба вида избегают колючих перцид (окуня и ерша). В то же время, важным элементом питания озёрного гольца оз. Дальнее (Камчатка) является трёхиглая колюшка. То есть наличие колючек не является безусловной защитой от пожирания хищником.

Кусание жертв характерно для рыб с острыми режущими зубами. Хищные крупные акулы питаются рыбой, морзверем и представляют опасность для людей в воде. Тактика нападения акул вызывает интерес в связи с опасностью их для пловцов, ныряльщиков и даже людей на лодках и спасательных плотиках. В обзоре Е. Солдаткина (1991) приводятся сведения, что белая акула атакует обычно снизу сзади. После ранящего укуса она может отойти и подождать несколько минут шока и потери крови жертвы, а затем вернуться для окончательной «трапезы».

Имеются рыбы, **питающиеся особым образом**. Примерами крайней степени специализации можно назвать рыб-чистильщиков, питающихся паразитами более крупных рыб, рыбу-луну питающуюся желетелыми организмами, миног, паразитирующих на лососях, камбаловых и других рыбах.

В.А. Рекубратский (1967) предложил разделить черноморских рыб по характеру поиска пищевых объектов на два типа.

1. Совершают более или менее длительные кормовые миграции: сельди, хамса, атерина, барабуля, скумбрия, ставрида, сарган и др. пелагические стайные виды. Питаются на местах скопления подвижного корма.

2. Не совершающие длительных кормовых миграций: скаты, каменный окунь, дракончик, скорпена, тригла, бычки, камбаловые, зеленухи и другие донные и зарослевые одиночные донные рыбы. Среди них хищники-засадчики (калкан, дракончик, скорпена, каменный окунь) подстерегают в основном крупную добычу. При приближении

жертвы принимают удобное для броска положение, действуют почти без промаха. При длительном отсутствии жертв они перебираются на новое место, могут подкрадываться. Другие придонные рыбы отыскивают планктон в прибрежной зоне среди водорослей и камней. Могут образовывать небольшие стаи (зеленухи, барабуля).

Фуражирование животной пищи можно разделить на несколько стадий (Jonsson et al., 2013): поиск, нахождение, атака, схватывание, проглатывание. Степень наполнения желудка, концентрация питательных веществ в крови являются регуляторами поисковой активности (Dill, 1983). Мутность воды и освещенность влияют как на эффективность хищника, так и на эффективность избегания жертв. При исследовании пары щука-плотва оказалось, что мутность увеличивает эффективность охоты несмотря на затруднение нахождения жертвы. Плотве ещё труднее вовремя обнаружить щуку. Кроме того, отмечается, что в мутной воде щука обычно избирающая более мелкую плотву (6-8 см), демонстрирует меньшую селективность и с одинаковой частотой хватает плотву 6-13 см. В бурой торфяной, но прозрачной воде уменьшается освещенность и эффективность охоты имеет некоторый «фазовый» характер – при слабой окрашенности воды эффективность уменьшается, а при сильной восстанавливается. Исследования на крупных речных окунях с радиометками показали (Jacobsen et al., 2015), что в мутном эвтрофном озере рыбы круглые сутки активно охотятся в пелагиали, а в прозрачном мезотрофном демонстрируют сумеречную активность и ночью выходят в литораль. Зимой же в обоих типах озера окуни демонстрируют сумеречную активность.

С.М. Кашин, Л.К. Малинин и Г.И. Орлов (1978) изучали кинограммы схватывания дождевого червя плотвой (10-12 см). Заметив добычу на расстоянии 20-40 см, плотва разворачивалась одновременно начиная движение с помощью хвостового и грудных плавников по прямой к жертве. Плотва делала один цикл (иногда до полутора) движения хвостом приблизительно за 1/2 с. Далее следовало движение по инерции сначала с постепенным, а затем резким торможением плавниками и открытым ртом непосредственно у цели. Скорость броска 1,8-4 дл/с (25-40 см/сек). Открывание рта и схватывание червя занимало время менее 40 миллисекунд. После схватывания следовал быстрый (менее 1/4 сек) разворот и возвращение на исходную позицию со скоростью 4-7 дл/сек. Быстрое возвращение по-видимому было связано с оборонительным поведением – плотва сама могла стать жертвой.

Бентофаги пробуют вкус жертвы, могут ее отвергнуть, могут помяв и пожевав выплюнуть, а потом взять снова. Моллюскоеды сокрушив раковину выплёвывают моллюска и снова захватывают уже без раковины. Карпы способны разжевывать сухое зерно и выплёвывать шелуху.

Молодь осетровых и взрослые стерляди, севрюги и осетры питаются в основном бентосом, ощупывая дно чувствительными усиками. Некоторые рыбы прибрежий и мелководий могут добывать пищу вне воды – таковы илистые прыгуны, угри (рис. 8.2).



Рис. 8.2. «Хризантема» угрей при питании искусственным кормом на плотике

себя по размеру. Размер жертв у балтийской трески длиной 20-90 см (Padur, Horbowy, 2013):

- шпрот – 7-14 см слабо коррелирует с размером трески ($R^2 = 0,025$);
- сельдь – 8-24 см слабо коррелирует с размером трески ($R^2 = 0,002$);
- треска – 4-40 см коррелирует с размером трески ($R^2 = 0,7$).

Размер морских тараканов (1-6 см) в пищевом комке молоди заметно коррелирует с её размером ($R^2 = 0,25$). Размер сардины в желудках хищной большеротой колючепёрой камбалы (*Psettodon belcheri*) составлял 1/3-1/2 от длины хищника (Ткаченко, 1971). Проглочены могут быть совершенно непитательные предметы.

Изучение размера жертв африканского сома при каннибализме (Baras, Duque, Legendre, 2014) показало, что по мере роста 15,3 мм до 51,2 мм размер предпочитаемых жертв уменьшается от 15% до 3% по массе. Исследование тигровых и белых акул показало, что принадлежность к собственному виду не является препятствием каннибализму. Они могут заглатывать особей вдвое меньше себя по размеру и терзать особей равных себе по размеру попавших на крючок (Clua et al., 2014). Хек (*Merluccius merluccius*) проявляет каннибализм с размера 12 см и продолжает всю жизнь. Средний размер жертв в 2,5 меньше размера каннибала (Preciudo et al., 2015). Каннибализм у личинок европейского сома, как утверждают Ё. Крол с сотрудниками (Krol et al., 2014), является необходимым элементом питания для успешного роста и выживания молоди. То же сообщается о молоди белого окуня *Lates calcarifer* (Riber, Qin, 2015). Из-за каннибализма приходится сортировать форель при выращивании. Обычен каннибализм у речного окуня, щуки, сома и других хищных рыб.

Спектр питания долгоносого ската при росте от 93 до 1153 мм постепенно меняется от мелки донных ракообразных к преобладанию моллюсков и рыбы (Mulas et al., 2015). Большой размер жертвы для паразитической миноги не является препятствием. Трёхзубая минога (*Entosphenus tridentatus*) в Беринговом море нападает на палтусов, угольную рыбу, морских окуней (Новиков, 1974) т.е. на глубоководных

Сравнение содержимого желудков и кормовой фауны большинства пелагических рыб (Осипов, 1968, Парин, 1988) показывает, что они питаются любым доступным кормом подходящего размера. **Размер жертв** зависит от ширины рта и растяжимости глотки. 95% жертв судака и кумжи меньше 10 см. Относительный размер жертв кумжи 16,2% (6,2-41,6%), у судака 18,7% (7,2-47,8%). Щука и ротан могут заглотить жертву всего вполровину меньше

рыб в условиях практически полной темноты, что при слабом развитии глаз заставляет полагать, что при поиске жертвы минога пользуется скорее всего обонянием. Удачные нападения миноги, судя по следам присасываний, обычно имеют место при доступности покровов жертв. У палтусов следы миног наблюдаются на слепой стороне, у угольной рыбы и морских окуней в области грудных плавников. Морская минога (*Petromyson marinus*) в Великих озёрах успешно паразитирует на крупных лососях.

Характер фуражирования определенно играет роль в особенностях поведения лососевых. Резиденты на быстрых участках ручьев питаются «сносом» – воздушными насекомыми, их личинками и куколками на водной поверхности и в толще воды (Веселов, Шустов, 1991). Для них очень важно удобное место для охоты (рис. 8.3). Хищники также имеют преимущество при постоянном и удобном месте обитания. Планктофагам в озерах и в

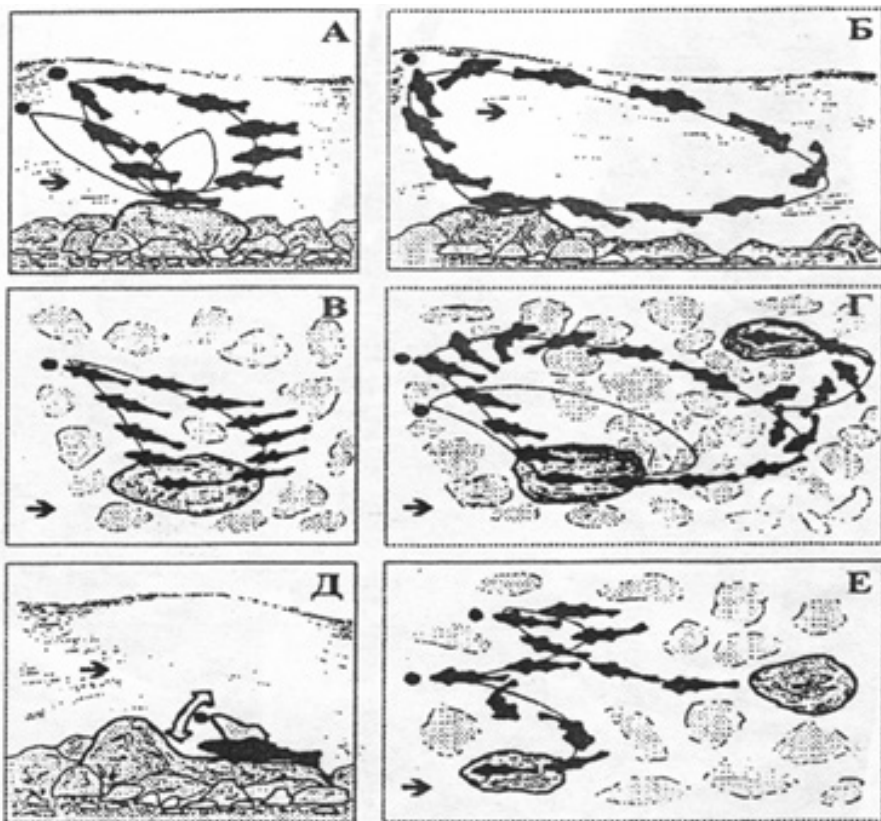


Рис. 8.3. Охотничьи участки мальков сёмги в ручьях и различные типы пищевых бросков. А – без разворота, возвращение течением; Б – с разворотом и возвращением по течению; В – в сторону без разворота; Г – в сторону с разворотом и возможностью смены позиции; Д – хватание на месте; Е – броски в толще воды (Веселов, 1996)

морском побережье стайное поведение дает определенное преимущество в поиске и добывании пищи. Бентофаги должны обследовать обитаемую территорию и ограниченный охраняемый участок не может их обеспечить. Лососи в море питаются довольно крупным планктоном, макропланктоном (калянус, гиперииды, креветки, крылоногие моллюски, желетелые и др.) и nekтоном (мелкая рыба, кальмары). Ни о каких «резиденциях» в открытом океане речи быть не может.

Время «жора», а стало быть и клёва рыб зависит от образа жизни. Рыбы питающиеся планктоном и мелким nekтоном как правило демонстрируют пищевую активность на рассвете и закате, когда острота их зрения больше, чем у жертв. Детальное изучения суточного ритма питания указывает на различия в зависимости от образа жизни и вида добычи. В.П. Шунтов (2014) пишет, что «чаще всего наиболее интенсивное питание всех лососей (в море А.Я) бывает в середине дня и вечером, но иногда это происходит ночью и рано утром» (стр. 163).

Л. Дилл (Dill, 1983) указывает, что интенсивность и успешность питания связаны с рядом биотических факторов. Голодность рыбы зависит от наполнения пищеварительного тракта. В соответствии с этим насыщение уменьшает интенсивность и настойчивость поиска и захвата объектов. Наличие соперников и соотрапезников увеличивает «жадность». Присутствие хищника заставляет предпочитать более лёгкую (мелкую) добычу.

В.Н. Михеев (1991) установил, что поисковая скорость плавания после обнаружения скопления кормовых организмов снижается вдвое и даже интенсивность хватания пищи может понижаться. С точки зрения В.С. Ивлева (1955) это может быть результатом возрастающей избирательности кормовых организмов.

ДЫХАТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Частота дыхательных движений у рыб зависит от размера, температуры, интенсивности физиологической активности. Особенно частые дыхательные движения у личинок – более десятка движений жаберных крышек в секунду. У крупных рыб в покое частота дыхательных движений – порядка одного раза в секунду. При повышении температуры в пределах переносимых температур увеличивается частота вдвое и даже больше. При температуре выше физиологического оптимума наблюдается угнетение дыхания. В спокойном состоянии дыхание пескаря происходит в виде «пакетов» по 5-6 дыхательных актов разделенных промежутками, при пугании взмахом руки наблюдалось прекращение дыхания на 1,5-2 секунды (Глейзер, Красюк, Ершов, 1971). Донные, затаивающиеся рыбы, например, бычки, ощущая опасность могут задерживать дыхание. При раздражающих воздействиях на жаберы механическими или химическими загрязнителями наблюдается «кашель» – обратный выброс воды через рот. При омывании жабр пресноводных мальков сёмги водой с повышенной солё-

ностью наблюдалось увеличение амплитуды дыхательных движений жаберных крышек (Шпарковский и др., 1985). При быстром плавании пелагические рыбы и акулы не делают дыхательных движений – вода поступает к жабрам путём напора через рот. Ж.-И. Кусто и И. Паккале (1972) опровергают слухи о том, что акулы для омывания жабр водой непременно должны двигаться – дыхательные движения наблюдались у акул в неподвижном состоянии.

ЧЕСАНИЕ И ИЗБАВЛЕНИЕ ОТ ПАЗАЗИТОВ

При грибковых и протозойных заболеваниях внешних покровов рыбы определённо ощущают беспокойство (зуд, боль?) и предпринимают резкие скользющие удары о дно – чесания. На коралловых рифах можно наблюдать действие «чистильщиков» – небольших (до 15 см) стройных рыбок-губанов с хорошо заметной продольной полосой. Чистильщики обирают паразитов с кожи, а также в ротовой и жаберной полости крупных хищных рыб (мурен, спинорогов, мероу, акул). Чистильщиками выступает несколько десятков видов в т.ч. бычковых, рифовых окуней, рыб бабочек, а также креветки. Чистильщики могут отыскивать пациентов или ожидают на постоянных местах. Они принимают специфические позы, а «пациенты» всячески облегчают им работу.

9. НЕРЕСТОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Нерестовое поведение имеет целью синхронизацию икрометания и выделения молок и непосредственную близость нерестующих рыб. Это особенно важно для пресноводных, у которых спермии живут в пресной воде очень короткое время (минуты). Кроме того, образование перивителлинового пространства в течение нескольких минут после попадания в воду в набухающей икре делает невозможным проникновение спермия в икринку. У морских рыб спермии живут в воде дольше поэтому нерестовое поведение у пелагических рыб с высокой плодовитостью и мелкой икрой может быть достаточно простым. Созревающие производители собираются большими массами в местах подходящих для успешной инкубации икры, где происходит массовый нерест.

При нересте в толще воды рыбы называются **пелагофилами**. К этой группе относятся важные тресковые рыбы минтай, треска, пикша, морские сельдеобразные (сардины, анчоусы, шпроты, тюльки), проходные сельди (волжская, черноспинка, азово-черноморская проходная сельдь), ряд реофильных карповых рыб (толстолобики, чехонь), массовые пелагические окунеобразные (корифены, тунцы, ставриды, скумбрии). Внутри этих скоплений могут происходить некоторые индивидуальные контакты. Рыбы амурского комплекса (амуры, толстолобики) нерестятся в родных водоёмах и в местах акклиматизации на участках рек с сильным течением на большом протяжении, с неровным дном, где образуются турбулентные потоки обеспечивающие развитие икринок во взвешенном состоянии.

Ряд важных промысловых рыб, хоть и не заботится об отложенной икре, но собирается в определённых местах и откладывает массу клейкой икры. Рыбы откладывающие икру на камни и гравий называются **литофилами**, на песок – **псаммофилами**, на растения – **фитофилами**. У океанических сельдей клейкая икра откладывается на растительность (тихоокеанская сельдь) или на неорганическую поверхность дна (атлантическая сельдь).

Ряд рыб **прячет оплодотворенную икру**. Мойвы, грунионы нерестятся на песчаных пляжах в полосе прибоя и оставляют ее в песке. Крупные лососевые зарывают икру в галечный грунт. Карепрокты, лущаны прячут икру в раковины створчатых моллюсков (т.н. остракофилы), под панцыри крабов, в полости губок (Чернова, 2014). В раковины моллюсков с помощью длинного яйцеклада помещают икру амурские

горчаки. В губки прячут икру некоторые нототениевые. У карепроктов перед икрометанием происходит внутреннее оплодотворение с помощью «большой крючковидной анальной папиллы» самцов. У других видов этой группы самец, выбрав подходящий биологический объект, сначала впрыскивает туда молоки, а потом самка откладывает икру.

ПРОСТОЕ НЕРЕСТОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Скопление производителей в местах подходящих для нереста также является своего рода заботой о потомстве. Весьма простое брачное поведение наблюдается у многих карповых, щук, сиговых, осетровых. Нерестовое поведение стимулируется наличием субстрата – песчаного дна у «псаммофлов», гравия и камней у «литофилов», травы у «фитофилов». Обычно готовую к вымету икры самку преследует несколько самцов стараясь быть в непосредственной близости и касания боками. При вымете икры появляются облака спермы.

Карповые рыбы разнообразны по выбору мест нереста, как правило образуют скопления в местах подходящих для откладки икры с зарослями водной растительности, оголённых корней, галечного грунта. Это не только донные и придонные рыбы (лещ, карп, карась, плотва), но и стайные пелагические виды (уклея, верховка). Среди карповых рыб имеются виды, нерет которых происходит в водной толще рек при наличии турбулентции (толстолобик, амуры, чехонь). Наблюдается двигательная активность и преследование самок самцами. Самцы ручьевого голяна в яркой брачной окраске толпятся на каменистом перекате ручья. Готовая к икрометанию самка заходит в стаю самцов и выбрасывает икру. В этот момент появляются облака спермы. Клейкая оплодотворённая икра закатывается между камней.

Достаточно простое нерестовое поведение характерно для массовых, стайных пелагических рыб – сардин, ставрид, скумбрий. Однако, специфическое ухаживание отмечено у тихоокеанской сарды (Magnusson, Prescott, 1966). При наблюдениях в бассейне пентапод (*Gymnocantus griseus*) подталкивая увлекал самку к поверхности, где происходило икрометание и осеменение (Suzuki, Nioki, 1978).



Рис. 9.1. Нерестилище сельди у берега Охотского моря. Видна мутность от выметанной спермы (фото Н. Науменко)

Нерест тихоокеанских сельдей наблюдался в бассейне (Hourston, Rosenthal, Stacey, 1986). Нерестующая самка отделялась от стаи, приближалась к субстрату и откладывала несколько десятков клейких икринок. Добавление в воду некоторого количества молок вызывало активизацию нереста обоих полов. Выделение спермы активировалось различными стрессорными воздействиями. При массовом нересте сельди в Охотском море вода на километры побережья бывает мутной от спермы и вся икра имеет высокую вероятность оплодотворения (рис. 9.1).

О нерестовом поведении камбал известно мало. При наблюдении в кафельном бассейне в соответствующий срок (апрель-май) при соответствующей температуре (1-2 °C) производители речной камбалы после гипофизарных инъекций демонстрировали нерест (Журавлева, 1985). В предутренние часы (4-6) самец и самка поблизости друг от друга делали специфические волнообразные движения – «похлопывание по дну» и одновременно выделяли половые продукты. Оплодотворяющаяся икра в данном случае всплывала. Возможно, таким образом происходит нерест у других камбаловых рыб. Возможно, нерестовое поведение камбал более сложное. На это указывает половой диморфизм – у большинства тихоокеанских камбал самки имеют циклоидную а половозрелые самцы ктеноидную (шершавую) чешую (Иванков, Иванкова, 1996).

СЛОЖНОЕ НЕРЕСТОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Образование нерестовых пар и групп, строение «гнезд», охрана икры и раннего потомства наблюдается у многих видов рыб принадлежащих к разным систематическим группам.

Специфическое поведение рыб, связанное с размножением, детально изучено и описано у мелких объектов аквариального содержания и небольших прибрежных рыб. Много данных имеется по нерестовым «играм» сопровождающим внутреннее оплодотворение карпозубых живородок гуппи, пецилий, меченосцев. Специфическое нерестовое поведение имеет место у лососей. При непосредственном наблюдении констатируются совместное однонаправленное плавание над нерестовой ямой, толчки, дрожание, разевание пасти, колебательные движения. Эти «танцы» заканчиваются синхронными конвульсиями и выделением половых продуктов (рис. 9.2). Сложное и даже забавное нерестовое поведение описано для клариевых сомов (Ольшанский, 2014).

В ходе нереста дальневосточных лососей наблюдается как соперничество самцов (рис.9.3) за участие в нересте, так и «игровая» агрессивность брачной пары. (Кузнецов, 1928, Паренский, 1992, Кузнецов и др., 2010). Самки отгоняют от гнезда других самок и проводят у гнезда несколько дней до потери жизненных сил и своей запрограммированной гибели. Самцы могут участвовать в нересте последовательно с несколькими самками, также до гибели.

Нерестовое поведение разных видов лососевых рыб описано многократно и подробно, поскольку оно происходит по большей части на

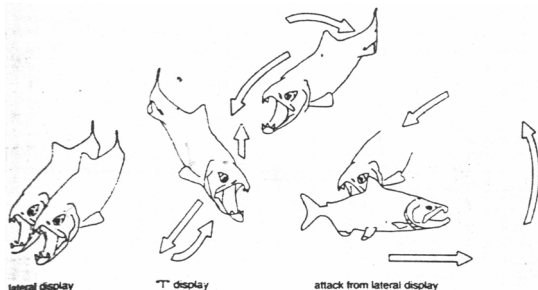
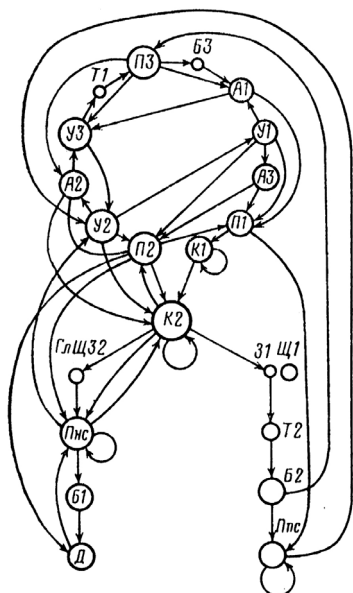


Рис. 9.3. Агрессивные взаимодействия самцов кеты на нерестилище

Рис. 9.2. Последовательность событий при нересте нерки (Паренский, 1992). Д – дрожь, Б – движение ♂ ♀ бок о бок, Пнс – проход ♂ над ♀, Ппс – проход ♀ под ♂, ЩЗ – щелчки и зевки, К – копательные движения ♀, Т – толчки, У – уход от гнезда, П – подход к гнезду, К – колебательные движения. 1 – действия доминантного самца, 2 – действия самки, 3 – действия субдоминантного самца



мелких местах – в ручьях, в прибрежье озёр, на выходе ключевых вод (Кузнецов, 1928, Яржомбек, Кляшторин, 1980). Горбуша, чавыча, кижуч нерестятся в руслах ручьев и рек при быстром течении там, где отложенная в грунтовое гнездо икра может омываться «подрусловым потоком» образующемся обычно при изменении рельефа дна. Нерестилища кеты приурочены к выходам грунтовых вод в нерестовых ручьях. Эти места обнаруживаются по «пятнистому» распределению грунтовой температуры – вода ключей в нерестовое время холоднее чем в потоке. Нерка нерестится на оз. Азабачье (бассейн р. Камчатка) на прибрежных песчаных отмелях, где по температуре грунта можно констатировать выходы холодных (3-5 °С) вод, происходящих из снежников окружающих гор. Значительная часть «азабача» (камчадалское имя летней нерки) нерестится в «лимнокренах» или «чашах» – плоских мелких водоёмах образованных работой ключевых источников (рис. 9.4). Производители заходят, или даже заползают в эти чаши по мелким ручьям текущим в озеро и имеющим длину от нескольких метров до нескольких сотен метров.

Детально и многократно описаны особенности нерестового поведения трехиглых колюшек. Самок привлекает красно-брюхая и сине-спинная окраска самца, специфическое прямолинейное или «вихляющее» подплывание, покусывание, ведение за собой и демонстрация входа в гнездо. Элементы и последовательности элементов брачного «танца» могут заметно отличаться у разных географических рас (Зюганов, 1988). Самец осеменяет уже отложенную в гнездо икру. Во время нерестового периода постепенно возрастает агрессивность самца вплоть до времени выклева личинок не только к самцам своего вида, но и к другим,

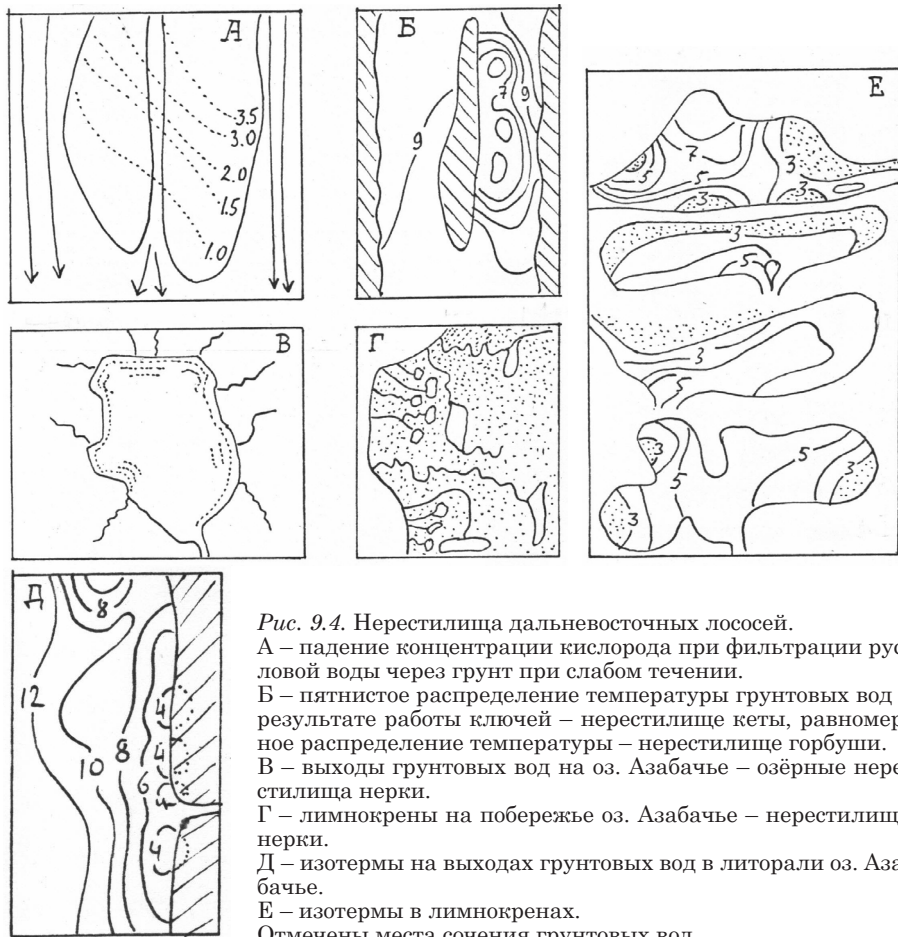


Рис. 9.4. Нерестилища дальневосточных лососей.

А – падение концентрации кислорода при фильтрации русловой воды через грунт при слабом течении.

Б – пятнистое распределение температуры грунтовых вод в результате работы ключей – нерестилище кеты, равномерное распределение температуры – нерестилище горбуши.

В – выходы грунтовых вод на оз. Азабачье – озёрные нерестилища нерки.

Г – лимнокрены на побережье оз. Азабачье – нерестилища нерки.

Д – изотермы на выходах грунтовых вод в литорали оз. Азабачье.

Е – изотермы в лимнокренах.

Отмечены места сочения грунтовых вод

даже крупным хищным рыбам (Hunterford, 1976). Самка после вымета порции икры уходит и становится доступной для ухаживания через некоторое время, при овуляции следующей порции. Самец приглашает к нересту других самок. Выклюнувшихся личинок, обитающих некоторое время около гнезда, самец активно защищает.

Сложное нерестовое поведение характерно для многих донных морских, промысловых рыб – терпугов, бычков, керчаков, пинагоров. У многочисленных видов африканских цихлид обнаружен весь спектр заботы о потомстве от постройки примитивного гнезда-ямки до вынашивания самцом или самкой икры в ротовой полости. Это делает удобным искусственное товарное культивирование нильской тилипии. Некоторые рыбы вынашивают оплодотворённую икру на теле (рыба-игла, морской конёк), во рту и даже в желудке.

Ряд мелких «аквариальных» зарослевых рыб при нересте образуют постоянные родительские пары (скалярии, гурами, макроподы, бойцовые рыбки). У многих массовых рыб пары формируются только во время акта оплодотворения.

А.Д. Мочек (1987) дал превосходные описания группового нереста черноморских зеленушек и смарид, сопровождающегося обустройством гнёзд и иерархическими взаимоотношениями.

Мойва в Атлантике и Пацифике является массовой стайной рыбой. При нересте мойва образует мощные скопления у пляжей. Нерест наблюдается при наличии прибоя при 7-12 °С (июль). Понижающийся прилив, высокая или низкая вода предпочтительны для нереста. Рыба теряет пугливость. Местные жители ходят у берега по колено в воде и черпают рыбу чем попало, вплоть до мешков. Детальное описание нерестового акта у Ньюфаундленда приводит У. Темплеман (Templeman, 1948). Самцы в скоплении активно ищут готовых к нересту самок, натываясь на самцов отходят. Найдя самку самец притискивается к ней обхватывая ее грудным и брюшным плавниками, которые во время нереста имеют специфические бугорки. Пара на гребне волны устремляется к берегу. Часто к паре присоединяется ещё один самец припадающий к самке с другой стороны. Пара или тройка с заплеском оказывается на песке и энергичными движениями хвостов и плавников образует неглубокую ямку-лужицу, в которую выметываются половые продукты. После нереста обесилевшие производители лежат неподвижно и смываются в море очередной волной. Весь нерест длится не более 5 сек. Нечто подобное происходит при нересте всех сиговых рыб (омуля, ряпушки, пыжьяна). Они не защищают нерестовую территорию, не атакуют друг друга, постоянно меняют «половых партнёров». Г.П. Сидоров и Ю.С. Решетников (2014, стр.265) описывают типичный для сиговых нерест байкальского омуля в мелководном притоке при 2 °С, когда в реке появляется ледяная «шуга». Созревшие производители, особенно самцы, становясь шершавыми от «жемчужной сыши»: «готовая к икрометанию самка омуля приподнимает жаберные крышки и грудные плавники и делает движение против течения...В это время два самца плотно прилегают к ней с боков с двух сторон подхватывают самку, иногда хватаясь ртом за её грудные плавники. Тела самцов в это время изгибаются так, что их хвостовые и анальные плавники соприкасаются друг с другом ниже тела и хвоста самки (рис. 9.5). В результате

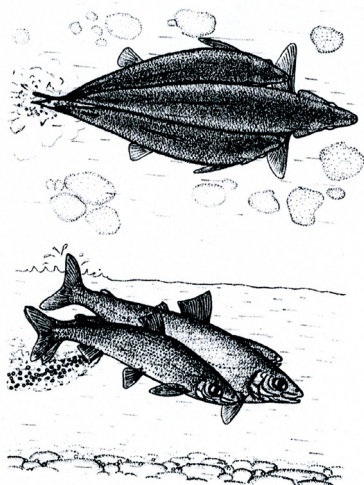


Рис. 9.5. Нерест омуля (Черняев, 1980)

сокращения мышц тела самки и отчасти под давлением самцов, находящаяся в полости тела самки овулировавшая икра свободно вытекает наружу. В этот момент половые отверстия самцов и самки максимально сближены, анальные плавники самцов образуют зону завихрения воды, куда выпускаются икра и молоки...Подталкивая самку против течения, самцы стремятся поднять её к поверхности. За время этого акта все 3 рыбы проплывают 1-2 м... После вымета одной порции икры рыбы, отделившись друг от друга пассивно сносятся на 5-7 м вниз, и снова объединившись, приступают к следующему икрометанию. Самка может вымётывать икру и при наличии одного самца». Нерест происходит в вечерние сумерки.

Нерест минтая происходит в толще воды, приурочен к местам смешения водных масс и локальных течений у побережья и островных шельфов (Хен, 1994). Нерестовое поведение минтая исследовано в искусственных условиях Ё. Сакураи (Sakurai, 1983). Рыбы демонстрируют специфическое «вихляющее» синхронное плавание после которого происходит сближение брюшных поверхностей тела и акт выделения икры и молока (рис. 9.6). Ё. Сакураи и Т. Хаттори (Sakurai, Hattori, 1996) наблюдали и описали нерест дальневосточной трески (рис. 9.7.), который существенно отличается от такового трески атлантической. В условиях бассейна треска не образовывала нерестовых стай. Рыбы плавали по-отдельности, самцы время от времени следовали за самками. Агрессивные акты и ухаживания слабо выражены. Самки отличаются от самцов сильно раздутым брюхом в результате набухшей овулировавшей икры, гонопор бывает выпячен непосредственно перед икрометанием. Самка плавает туда и обратно у стенки бассейна. Толкания и понукания самцом, имеющие место у других тресковых у дальневосточной трески не наблюдаются. Имели место малочисленные наскоки между самцами. Нерестующий самец плавает между других рыб притираясь брюшком об их спинки и бока как бы удерживая их грудными плавниками. Акты между самцами как бы демонстрировали действия по отношению к самкам. Самцы преследовали самок. За четверть часа до икрометания самка плавает вверх-вниз, затем начинает плавать кругами с уменьшающимся диаметром – в конечном итоге порядка 1 м. Самцы преследуют самку без агрессивных действий по отношению друг к другу. Когда самка начинает вымётывать икру и колотить хвостовым плавником, один из самцов приближается к самке и, когда его

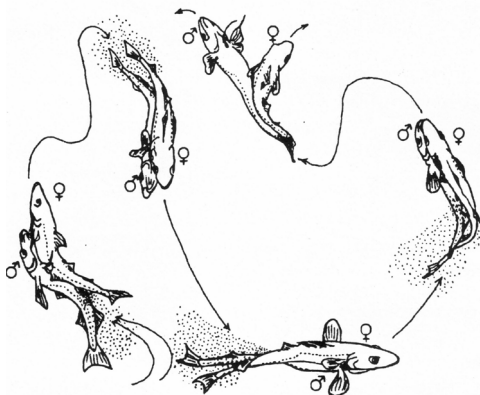


Рис. 9.6. Нерест минтая

приближается к самке и, когда его

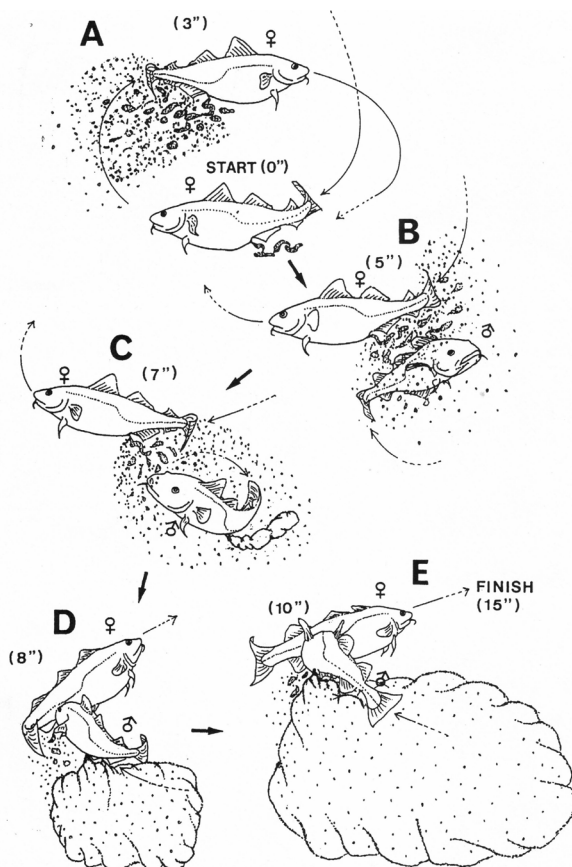


Рис. 9.7. Нерест тихоокеанской трески в бассейне

рыло прикасается к икре, он начинает выпускать молоки, разгоняя их движениями хвоста. Весь акт занимает порядка 18 сек. Икра и молоки образуют мутное облако. Не участвующие в нересте рыбы плавают у дна не заходя в это облако. Выметанная икра медленно (7,5 см/сек.) оседала на дно. Икринки были слабо клейкими и не слипались.

При нересте тихоокеанской трески не наблюдалось брюшное соитие как при нересте минтая и атлантических тресковых. Специальные исследования не обнаружили звуковых сигналов у тихоокеанской трески ни до, ни во время, ни после икрометания. От овуляции до нереста проходило по большей части 3-5 (до 8) сут. Через 11 сут наступало перезревание. Нерест происходил на севере Японии одновременно с конца декабря до начальных чисел января в мелководных бухтах на песчаном или илистом дне.

Сравнение тресковых по нерестовому поведению позволяет разделить их на две группы. Атлантическая треска, пикша, минтай при

нересте демонстрируют брюшной контакт. Они нерестуют неоднократно, с интервалами в несколько дней в течение нескольких месяцев. Во время нерестового периода они издают звуки при помощи барабанных мышц и плавательного пузыря и меняют окраску тела. У них отмечается видоспецифическое преднерестовое ухаживание и агрессивность. Икра этих рыб всплывает или находится во взвешенном состоянии.

У рыб встречаются способы оплодотворения не связанные с икрометанием. У хрящевых рыб (акул, скатов, химер) – не икра, а яйца – в скорлупе, как у птиц или эмбрионы развиваются в теле самки. Оплодотворение в таком случае может произойти только до того, как образуется роговая оболочка яйца, т.е. это внутреннее оплодотворение – введение самцом молок в половые пути самки. Многие акуловые – живородящие. Имеется ряд наблюдений за копуляцией акул. У самцов имеются специальные органы, называемые «миксоптеригиями», «птеригоподиями», которые вводятся в клоаку самки при копуляции. Самцы в это время обвивают тела самок. При копуляции скатов они соединяются в положении брюхо к брюху. Преследование и заигрывание самцов в отношении готовых к спариванию самок у акул наблюдалось неоднократно. У самок акул грудные и спинные плавники бывают подраны хватанием самцов. Очевидно, созревающие самки выделяют половые феромоны стимулирующие активность самцов.

У костистых рыб также встречается внутреннее оплодотворение со спариванием и соответствующим поведением. При этом, копуляция может иметь место не только у живородящих рыб (мелкие карпозубые, морской окунь-клювач), но и икромечущих (морской окунь, африканский сом, карепрокт). В этом случае вскоре после копуляции и внутреннего оплодотворения происходит икрометание.

У многих важных промысловых видов нерестовое поведение не изучено, но наличие сложных индивидуальных «игр» можно подозревать у рыб с выраженным половым диморфизмом. В.Е. Гиргосов (2005) приходит к выводу о наличии сложного репродуктивного поведения у светящихся анчоусов из-за наличия различий между самцами и самками в расположении светящихся органов.

Многие рыбы не только выбирают подходящие условия и место для нереста, но и обустривают «гнездо» разной степени сложности. Гнездостроительное поведение детально описано в том случае, когда его удаётся наблюдать на неглубоких местах через поверхность воды (миноги, лососи) или на небольшой глубине доступной дайверам. Гнездостроительное, нерестовое поведение, забота о потомстве описано по наблюдениям в аквариумах для мелких рыбок.

Рытье нерестовой ямы и последующее зарывание оплодотворенной икры свойственно самкам крупных лососей и гольцов. Гнездостроительное поведение дальневосточных лососей детально описано И.И. Кузнецовым (1928). Само устройство гнезда может иметь варианты в зависимости от особенностей нерестилища (Веселов, 1996, Кузнецов и др., 2010), но общий план одинаков. Гнездовую яму роют, а после откладки

икры закапывают специфическими движениями всего тела исключительно самки. Мелкие ленки как и мелкие гольцы не имеют достаточной мощи для устройства гнезда. Выметанная самками икра закатывается между камушками (Цесарский, 2000). Ручьевой голец (*S. fontinalis*) зарывает икру в грунт, в то время как озёрный (*S. namaicush*) рассыпает икру на каменистом мелководье (Carey, 1985).

Самец колюшки выбирает место для постройки гнезда, в частности избегая гладкий субстрат (стекло), для постройки гнезда (комка материала), использует по преимуществу водоросли, но в аквариуме может применять льняные, хлопчато-бумажные и шерстяные волокна. Материал для постройки самец приносит держа ртом и склеивает выделениями, в комке пробуравливает полость. Черноморские бычки сооружают полость под плоскими камнями и другими предметами, очищают «потолок», на который приклеивается икра. Очищают листья растений при нересте скалярии и другие аквариальные рыбки. Некоторые цихлиды делают круглые лунки в песке. Миноги обустраивают место нереста перемещая камушки (рис. 9.8).

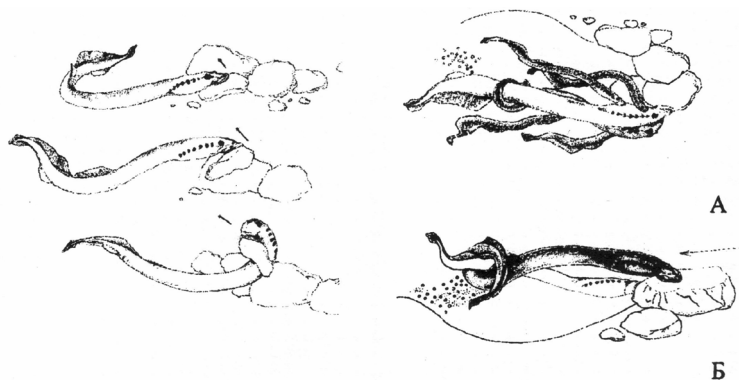


Рис. 9.8. Нерест миноги. Слева – самец обустраивает гнездо. Справа: А – групповой нерест, Б – парный нерест (Кучерявый, Павлов, Савваитова, 2010)

Устройство гнезда и забота об икре самцом наблюдается у ряда донных промысловых рыб (бычков-гобиид, бычков-коттид, терпугов, пинагоров, цихлид, сростночелюстных). Самцы азовско-черноморских бычков, байкальского бычка-желтокрылки выбирают место для нереста под камнем так, чтобы самка могла отложить икру на «потолок» нерестовой камеры. Нерест пелагических бычков-желтокрылок в прибрежье Байкала происходит на дне как и у донных бычков. Комок отложенной икры самец оплодотворяет и разравнивает головой. После этого он специфическим поведением и демонстрацией брачной окраски привлекает следующую самку. Таких «браков» может быть до десятка. Отложенную икру самец охраняет и вентилирует работой грудных плавников (Дмитриева, Остроумов, 1978). Самцы белопятнистого иглобрюха (*Torquigener albomaculatus*) строят на песке круглое красивое

гнездо, привлекающее самок (Kawase et al., 2015). Оно имеет диаметр порядка метра с волнистой краевой зоной и центральным «блюдцем» чистого песка, куда привлекается самка. Во время икрометания самец плотно прижимается к самке ухватив её за щеку (рис. 9.9).

С.М. Руслев и Ю.А. Зуев (2005) детально описали заботу о нерестовом гнезде у баренцевоморского пинагора. Охраняемый участок – 2,5-3 м². Самец постоянно находится в непосредственной близости от развивающейся икры не делая «патрулирования» окрестностей. На питание (планктон) самец использовал всего 2% времени. При приближении трески на 2,5-2,8 м наблюдался разворот и наблюдение, при приближении на 1-1,5 м – прямой бросок и преследование (3-8 м, 5-15 сек). При приближении на 3 м стаи сайды (3-80 экз. в толще воды в 3-5 м над грунтом) наблюдалось затаивание. Крабы, моллюски и морские ежи отгонялись, атаквались и оттаскивались. Подводный наблюдатель атаквался ударом в руку.

При наличии охраняемого гнезда обычно имеет место и забота о

потомстве. У тилипии подросшие личинки плавают стайкой около отца и при испуге скрываются у него во рту или в жаберных щелях. В экспериментальных условиях они стремятся к тёмному пятну.

Рожающие акулы, а также живородящие пецилии обычно уединяются, что способствует сохранению потомства от каннибализма.

Нерестовое поведение может влиять на соотношение полов в улове. В летнее время в прибрежье Сахалина в ловушки попадали исключительно отнерестившиеся самки бурого терпуга – очевидно самцы были заняты заботой о потомстве и не делали больших перемещений. В нерестовый период минтая у Западной Камчатки в ночное время при донном тралении сильно уменьшалась доля самцов по-видимому поднимавшихся для нереста с глубины 100-150 м «в полводь».

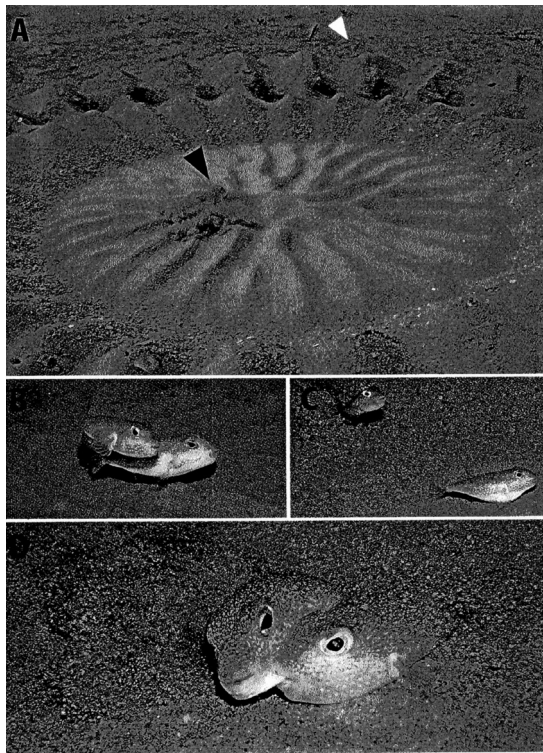


Рис. 9.9. Нерест белопятнистого иглобрюха. А – гнездо, черный указатель – самец разрыхляющий песок, белый – подошедшая самка, В – самец ведёт самку к несту икрометания, С – самка присаживается на дно, D – момент икрометания

10. ЗАЩИТНОЕ И ОБОРОНИТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

При опасных или пугающих воздействиях рыбы предпринимают различные пассивные защитные действия. Хищниками для рыб являются более крупные хищные рыбы и акулы, головоногие, китообразные, морские звери, рыбацкие птицы. Угрожающими для рыб являются также активные орудия лова. Пугающим под водой является быстрое приближение достаточно крупного объекта. Нападающая с воздуха птица представляет собой при взгляде из воды тёмный силуэт, рыб пугает надвигающаяся тень.

В модельных условиях мелкие горчаки спасались от большеротого окуня (Sullivan, Atchison, 1978) различными способами – образованием стай и шарообразных агрегаций, уходом в заросли растительности или к поверхности воды. Одиночные рыбы или удаляются от пугающего объекта или прячутся. Удаляться рыбы могут до границы видимости – обычно на несколько метров, или, если погоня не продолжается, на «безопасное расстояние», обычно на расстояние в несколько длин тела. На открытой воде бегство происходит по прямой от пугающего объекта – при наличии укрытий (водорослей, камней, скал, откосов) – в направлении убежищ. Таковыми могут служить, в частности, борта судов, очень крупные рыбы и киты. Некоторые рыбы, например, колюшки, камбалы, песчанки после побегки по прямой или галсами зарываются в грунт. Рыба обитающая на «домашнем участке» обычно имеет убежище (корягу, камень, пещерку), куда довольно спокойно уходит. Убежище иногда может быть общим для стайки мелких донных рыб (см. рис. 8.7). Время реагирования у форели 0,07-0,1 сек. Защитное от хищника поведение молоди сёмги, по-видимому, имеет врожденный характер. Исследования как в реке так и в аквариальных условиях показали, что при нападении налима смолты всплывали к поверхности, при нападении щуки они уходили ко дну (Jacobsen, Jarvi, 1976). Реакцию бегства у мальков обычно вызывает тень хищной птицы, однако попытки выработать условный рефлекс избегания при нападении хищной гагары у гольцов длиной 17-19 см не увенчались успехом (Fraser, 1974). Спугнутая камбала отплывает на расстояние меньше 10 м и затаивается. Малоподвижные донные рыбы прячутся в убежище или просто отплывают на несколько метров.

Стайные рыбы при пугающем стимуле сначала проявляют беспорядочную активность, которую Б. В. Выхребенцев и Н.Г. Савченко



Рис. 10.1. Старт испуганной рыбы. Между кадрами 0,05 сек

(1973) назвали «мобилизационно-панической реакцией». Начало бегства при предыдущей неподвижности или медленном перемещении начинается с принятия стартовой позы – L-образного или S-образного изгиба тела (рис. 10.1). В первом случае направление движения труднопредсказуемо и изменение направления невозможно без потери скорости, во втором случае оно направленное (Webb, 1984). Сначала рыбы «бросаются врасыпную» – в ту сторону, куда направлена голова, но через доли секунды стая уплотняется и движения становятся более целесообразными, происходят различные защитные маневры. Через секунду или чуть более паника сменяется организованными стайными маневрами. Исследования Д.В. Радакова (1972) показали, что пугающий зрительный стимул передается внутри плотной стаи от рыбы к рыбе в виде волны возбуждения и изменения направления движения.

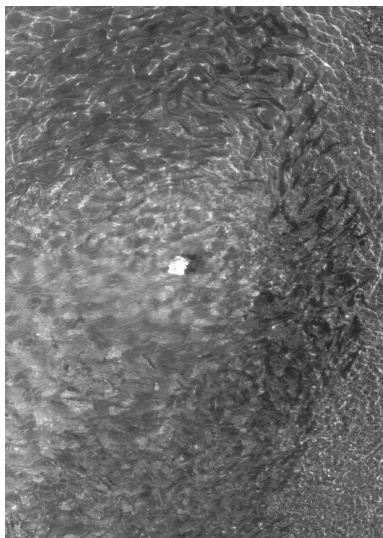


Рис. 10.2. Стая харенгул на мели, «обтекающая» неподвижный контрастный объект

Реакция на хищника или преследующего дайвера стаи небольших рыб заключается в совершении защитных маневров (Яржомбек, 1975, 1994, 2008). Так называемый Ф-образный маневр состоит в том, что стая расступается и снова соединяется позади пугающего объекта. Стая обтекает не только приближающийся, но и вообще всякий контрастный объект (рис.10.2). Если объект малоподвижен, то «пустота» вокруг него ограничена расстоянием всего в несколько длин тела (рис. 10.3).

При приближении потенциального врага часто наблюдается «циркуляционный маневр» (Яржомбек, 1974 А) – стая уходит в сторону и движется по окружности небольшого диаметра (1,5-2 м), при

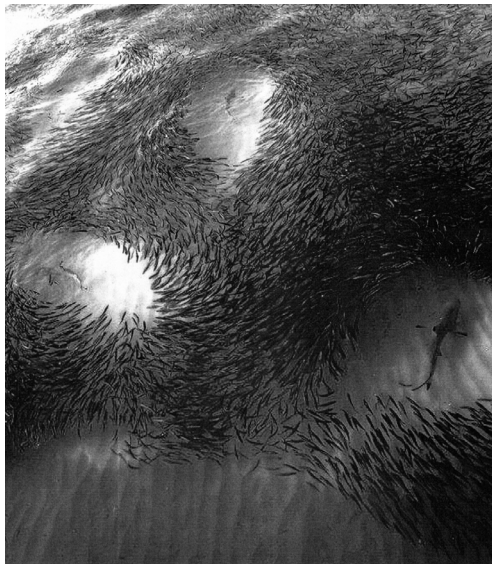


Рис.10.3. Пассивные акулы среди косяка сардин (http://sphotos.ak.fbcdn.net/hphotos-7_184880_n.jpg).

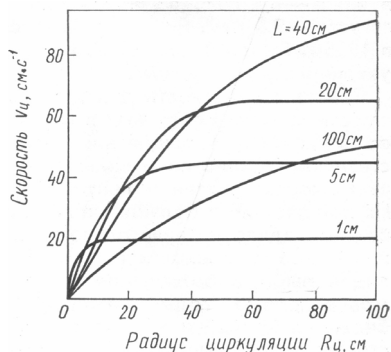


Рис.10.4. Крейсерская скорость рыб в зависимости от размера и радиуса циркуляции (Яржомбек, 1974А)

котором не только угловая, но и линейная скорость крупной рыбы или пловца меньше, чем у мелкой. Рыбы длиной 5 см (атерина) и несколько более крупные (хамса, барабуля) по своим скоростным возможностям при прямолинейном движении уступают пловцу с ластами, но при круговом маневре их скорость даже по абсолютной величине может давать им преимущество. Пловец внутри круга успевает только вращаться вокруг вертикальной оси и не может развивать значительной скорости. Использование формулы Фирсова для судов $V_v = V_{ph0,408R_v L^{-1}}$, показывающей, что скорость при вираже уменьшает линейную скорость прямолинейного движения пропорционально тангенсу гиперболическому радиуса виража и обратно пропорционально длине движущегося объекта. Расчет абсолютной величины крейсерской скорости рыб разного размера ($20 L^2$) показал, что при некоторых радиусах кругового движения абсолютное значение скорости мелких рыб может превышать скорость более крупных рыб (рис 10.4). Скорость кефали при миграции значительно больше энергетически оптимальной, что по-видимому является защитным приспособлением против хищников (Peterson, 1976).

На открытой воде, рыбы могут сбившись в плотную, прятаться друг за друга, как это цинично рекомендуется людям в инструкциях по поведению в случае террористических актов. Кроме того, мелькающая стая затрудняет хищнику прицельный выбор жертвы. Д.В. Радаков (1972) посвятил ряд исследований поведению стайных рыб в модель-

ном аквариуме с использованием имитационной модели хищника. Во всех экспериментах наблюдалось некоторое, небольшое число активных, легко обучающихся, большинство – «среднее звено, пелатон» и небольшое число «бестолковых лузеров». Наличие в стае пугливых и смелых при питании подчеркивается в обзорной статье С.В. Будаева с сотрудниками. (2015). При предъявлении незнакомого корма, например белых сырных крошек, стайка карпов сначала толпится в отдалении, затем к корму подходят и быстро возвращаются «разведчики», далее вся стайка «перетекает» к корму.

Наблюдения защитного поведения черноголовых гольянов и большеротого окуня показали, что жертвы могут сбиваться в стаю и даже образовывать плотные шарообразные рои, подниматься к поверхности и даже выпрыгивать из воды, а при возможности уходить в заросли.

В некоторых случаях рыбы образуют дезориентирующие хищника «ложные цели». При ярком солнце вблизи дна на мели тени рыб на дне видны значительно лучше чем сами рыбы. Это затрудняет охоту рыбоядных птиц. Рыбы при погоне стремятся в тень. Африканские цапли даже образуют из крыльев зонтик, чтобы создать тень и привлечь рыб. Мелкие рыбы вблизи гладкой водной поверхности неотличимы от собственных отражений, которые затрудняют выбор жертвы при нападении снизу под некоторым углом.

Важное значение для понимания и предсказания поведения в естественных условиях, в эксперименте и при промысле имеет понятие о **пороге оборонительной реакции**. Порог реакции может выражаться в расстоянии, на котором рыба реагирует на внешний объект. Реакция на материальные объекты – суда, предметы, орудия лова, хищников, кормовых организмов определяются при наблюдениях как в эксперименте, так и в природе.

Избегание у личинок появляется по достижении некоторой стадии развития. На самых ранних этапах развития личинки избегают неожиданного касания, вибрации. У личинок плотвы, густеры, и верховки избегание хищников (мальков щуки 35-65 мм) начинается по достижении размера 13-20 мм (Лещева, Жуйков, 1998). При длине 20-40 мм у мальков вырабатываются защитные маневры – избегание при приближении хищника на 40-50 мм, т.е. несколько раньше, чем начинается бросок шурёнка (30-40 мм). В дальнейшем оборонительная реакция совершенствуется. Рыбы-жертвы ведут себя по разному в зависимости от поведения потенциального хищника. Характер и степень реакции зависит от отношения рыбы к явлению. Внезапные и сильные раздражители (внезапная тень, неожиданный шумный гидравлический удар) обычно вызывают резкую двигательную реакцию. Малоподвижный, медленно приближающийся объект обычно воспринимается рыбами равнодушно.

При отсутствии попыток погони, медленном приближении, жертвы могут подпускать в себе близко (хотя и не вплотную). Стая рыб в однообразной среде избегает приближаться вплотную к любому контрастному объекту.

В.И. Саускан и В.А. Серенко (1971) детально описали вылет летучих рыб при приближении судна. Характер реакции зависел от расстояния обнаружения (1-25 м), скорости приближения судна, условий видимости, волнения моря, скорости и направления ветра, положения солнца. Вылет рыб зависел от возможностей разбега – если времени было достаточно, рыба разгонялась до больших скоростей, взлетала выше и улетала дальше – до 100 м. Вылет был направлен на избегание. При сильном ветре вылет мог быть направлен по ветру. Вылет в сторону солнца, возможно, имел целью дезориентацию преследователя (хищника). Днём планирование происходило на небольшой высоте. Ночью рыбы могли залетать на палубу судна на высоте до трёх метров.

Реакция рыб на внешние стимулы подвергается изменениям. Реакция непуганой рыбы на подводного пловца в 50-х г. XX в. отличалась от поведения «наученной горьким опытом» в XXI в. в местах рекреации. Прежде удавалось ударить в Черном море крупную кефаль заточкой на расстоянии вытянутой руки, теперь рыба обнаруживается на границе видимости и только на короткое время.

Прозрачность воды изменяет дистанцию реагирования. На движущуюся траловую доску при видимости 15-20 м стайные промысловые рыбы реагируют на расстоянии 7-10 м и более, при видимости 10 м рыба реагирует на расстоянии 5 м, при прозрачности 4-5 м оборонительная реакция может возникнуть ещё до зрительного обнаружения, по-видимому используются не зрительные, а акустико-гидравлические сигналы. При низкой прозрачности воды дайвер-исследователь обнаруживает меньше донных рыб чем улавливает трал (Вдовин, Щетков, 1997). Придонные рыбы – морские караси, каменные окуни, ронки, зубаны, лутьяны, пагры подпускают к себе распорную доску трала до 4-5 м, после чего быстро уходят в зону облова или из нее. Малоподвижные донные обитатели такие как камбалы, барабули, плоскоголовы не реагируют на приближающийся ваер, но уходят от доски с расстояния 2-3 м (Коротков, 1998).

При промысле донных рыб снюрреводом рыбы сгоняются к сетному мешку мутьевыми шлейфами протаскиваемых по дну кабелей-урезов. Плотная завеса из воздушных пузырьков, выходящих из перфорированной трубы на дне, останавливает рыб.

Неподвижный наблюдатель на берегу, как всякие постоянные силуэты (деревья, столбы) не вызывает бегства рыб. Движение человека по берегу, вместе с акустическими явлениями от шагов, вызывает бегство. Состояние рыб меняет отношение к происходящему. Малейшее движение рядом с «роем» лососей вызывает бурное бегство. Однако, идущие вверх по реке лососи, слабо реагируют на силуэты наблюдателей, но явственно реагирует на характер дна. Когда мы (Яржомбек, Нестеров, 2007) для удобства наблюдений за нерестовым ходом горбуши на р. Хайлюля (Камчатка) поместили на дно лист кровельного железа, окрашенного в белый цвет, стаи стали огибать его и только очень слабые скатывающиеся по течению особи оказывались на светлом фоне. На порогах рек Кольского полуострова «прилипли» плавниками к

валунам мальки сёмги бывали настолько увлечены противодействием течению, что до них удавалось осторожно дотронуться рукой.

Известно (Wesche, 1979), что обилие кумжи в реках лимитируется количеством **убежищ** (нависающие берега, топляки, крупный булыжник). На коралловых рифах в убежищах-кавернах прячутся не только одиночные (быкоглаз, сладкогуб, хирурги), но и мелкие придонные стайные рыбы при приближении крупных объектов. Убежища при настойчивом преследовании покидаются рыбами. Из зарослей обложенных жаберной сетью рыб выгоняют «ботанием» шестом.

Создание специальных убежищ – бамбуковых и керамических труб при искусственном выращивании массы угрей уберегает их от каннибализма и ускоряет рост (Miyoshi, 1976). Особи обитавшие в трубках имели смертность 6%, потери «без вести пропавшими» (очевидно по причине каннибализма) – 33%, прирост за время наблюдения – 1,9. Отход у особей, которым не досталось убежищ, был 25%, жертвы каннибализма – 51%, прирост всего 0,55. Наличие зарослей (убежищ для новорожденных мальков) увеличивает плотность и численность популяций гуппи (Yamaguchi, 1976).

В зонах неровного скального рельефа биомасса рыб в 100-400 раз больше, чем на соседних ровных участках («эффект рифа»). Численность рыб в гротах и нишах на глубине 286 м может достигать нескольких штук на квадратный метр (Гершанович, Федоров, 1989). На каменистых грунтах большой плотности достигают рыбы с территориальным поведением. На илистых песках богаты различными червями и моллюсками обитают бентофаги (камбалы, спаровые).

Мелкие рыбы могут находить временное убежище у борта дрейфующего судна (Пупышев, 1987), «в тени» крупных акул, осуществляя «лоцманирование» в так называемой присоединённой массе воды, у самой поверхности крупного подвижного объекта.

Для мальков некоторых промысловых рыб убежищем могут служить медузы. Мальки минтая ассоциировались с крупной жгучей медузой-цианеей. Однако, при пугающем стимуле они не прятались среди щупалец, а уходили в глубину (Van Hying, Cooney, 1974). Отмечен симбиоз мальков пикши, наваги и некоторых других рыб с крупными медузами (Brodeur, 1993). Удавалось наблюдать и даже снимать киносюжеты на Черном море, где мальки морского карася (3-4 см) плыли под куполом жгучей ризостомы. При сокращении колокола они выбрасывались током воды и снова заплывали туда при расширении. Хорошо известен симбиоз амфиприонов рыб-клоунов со жгучими актиниями, которые как ни странно не приносят им вреда.

Использование укрытий-засад известно для разных видов мурен. В убежищах днём прячутся речные угри, налимы, гольцы-подкаменщики. В песок закапываются песчанки, морские угри, дракончики и другие виды.

Охрана территории убежища происходит путём агрессивного поведения по отношению к особям своего вида и других видов.

11. РЕЦЕПЦИЯ И РЕАКЦИИ НА ВНЕШНИЕ СТИМУЛЫ

ЗРЕНИЕ

Освещение даёт рыбам возможность видеть окружающее пространство, предметы, других рыб – особей своего и другого вида, пищевые объекты, хищников, орудия лова, элементы пейзажа, надводные объекты. Освещенность непосредственно под поверхностью воды может принимать значения от нескольких десятков тысяч люкс (104 лк) в полдень при ясном небе до величин ниже 1/10000 люкс (10⁻⁴ лк) на глубине морей более 200-300 м, в пресноводных водоемах – всего несколько метров. В мутной воде уже на глубине 1 м может быть полная темнота. «При свете звёзд» освещенность на поверхности принимает значения 10⁻³-10⁻⁴ лк. Полная луна обеспечивает освещенность порядка 10⁻¹ лк, белые ночи – 1лк. В морях ночью освещенность – 10⁻²-10⁻³ лк может создавать биолюминисценция гидробионтов. Зрительные возможности рыб при разной освещенности изучаются в экспериментах.

Зрение характеризуют острота, контрастная чувствительность, спектральная чувствительность, цветовосприятие, реакция на конфигурацию образа. От этих показателей зависит дальность обнаружения и идентификации объектов, образование и распад стай, успех охоты и избегания хищников и орудий лова.

Острота зрения (разрешающий угол между двумя точками) естественным образом зависит от освещенности и свойств самого зрения. Она различается у разных видов и увеличивается с возрастом. У речного окуня по мере роста от личинки до промыслового размера увеличивается на десятичный порядок: при длине тела 0,7 см – 273 угловых мин, в конце метаморфоза (1 см) -136 мин, у взрослых – 20-30 мин. У гуппи по мере роста от 7 до 31 мм острота зрения увеличивается почти в 6 раз – от 53 до 9 мин (Сбикин, 1980). Дальность обнаружения жертвы у сельди увеличивается от 0,5 см у личинки до 30 см у взрослой (Сбикин, 1980). Это данные для освещенности 100-1000 лк. Личинки верховки прекращают питаться при 1 лк, а взрослые продолжают при освещенности в сотые доли люкса. При освещенности в десятые доли люкса прекращали потреблять планктон и личинки и взрослые сельди (Сбикин, 1980). Вообще Ю.Н. Сбикин приходит к выводу, что «зрительные» планктофаги (сельди, уклея, синец, верховка, атерина, хамса) способны питаться при

освещенности от тысяч до десятых долей люкса. «Сумеречные» рыбы (щука, окунь, ставрида, смарида) в десятки и сотни раз чувствительнее к свету. Глубоководные рыбы, в частности планктофаги-макрурусы, постоянно обитают при освещенности до 1/1000 лк. Одни глубоководные рыбы имеют огромные глаза, у других они недоразвиты или практически отсутствуют. Питание взрослых особей омуля и байкальской желтокрылки прекращалось при понижении освещенности до 10-3 лк. В то же время существуют виды, в поиске пищи у которых зрение не играет или почти не играет роли. Это ночной хищник налим, угорь, а также осетровые, которые могут питаться как днём, так и в полной темноте, и даже будучи ослеплёнными (Сбикин, 1980). В таком случае их охота на подвижную добычу (питание белуги каспийскими кильками) ночью должно быть более эффективной чем днём. При выключении зрения рыбы могут приспосабливаться – выращивание карпа с кормлением гранулами в полной темноте мало влияет на скорость роста.

Расстояние, на котором рыба различает жертву зависит от размера объекта. Форель обнаруживает дафнию размером 1 мм на расстоянии 4 см, а размером 2,5 мм на расстоянии 20 см при яркой окраске и на расстоянии 10 см, если дафния бесцветная. Для увеличения контрастности единичных мелких объектов у поверхности воды рыбы прицеливаются снизу под углом порядка 56° , чтобы изображение проецировалось на тёмный фон водной поверхности, отражающей глубину, а не на «окно» просвечивающего неба.

Контраст – это отношение яркости объекта к яркости фона. Пелагические рыбы реагируют на различия контраста в 1-3%, донные на различия в 10-20%. Контрастная чувствительность уменьшается приблизительно на 1/10 с уменьшением освещенности по сравнению с дневной (100 лк и более) в 100 раз. При освещенности 1/10000 лк «обычные» рыбы теряли возможность различать даже сильно контрастные объекты (Коротков, 1998). Мутность воды уменьшает контрастность и в большей степени затрудняет избегание жертвы чем охоту хищника «в мутной воде» (Jonsson et al., 2013). При «темновой адаптации» пороги восприятия многократно понижаются (зрение обостряется). Ю.Е. Битюкова (1973) называет время темновой адаптации зрения хамсы и ставриды 25-30 мин, а возвращение к световой адаптации 5 мин. Пороговые освещенности в эксперименте определяются по наличию реакций обусловленных зрением – выедание мелких пищевых объектов, следование за перемещающимися зрительными ориентирами – т.н. «оптомоторная реакция». При исследовании оптомоторной реакции было обнаружено, что темновая адаптация может усиливать зрение (понижать порог освещенности) в 1000 раз.

Общий зрительный образ внешнего объекта играет важную роль в реакции рыб. Считается, что акулы избегают нападать на объекты больше себя по размеру. При ритуальных заплывах между японскими островами пловцы прикрепляют к поясу длинные шелковые ленты, чтобы увеличить свой общий размер. В группе тилахий «альфа-самец» приобретает особенно яркую окраску. У многих видов брачная окраска самцов вызы-

вает нерестовое поведение самок. Специфическая пятнистость и полосатость многих стайных рыб привлекает и ориентирует особей своего вида. Многие виды рыб с развитым зрением распознают весьма тонкие нюансы зрительных образов. Они отличают: особей своего вида от чужих, доступных жертв от недоступных, узнают и подпускают «чистильщиков», избирательно относятся к кормовым организмам, оценивают эмоциональное состояние партнёров, готовность к нересту, «боевую раскраску» доминантов, реагируют на своё отражение в зеркале, принимая его за соперника. Они узнают «пейзаж» участка обитания, в экспериментах они отличают геометрические фигуры, их размер, характер окраски и т.п. Информативность формы образа меняется у рыб с возрастом. Мелкие гольяны (2,1-2,2 см) следовали за изображениями рыб движущихся как вперёд головой, так и хвостом. Более крупные (5-7 см) реагировали на движущиеся хвостом вперёд изображения неустойчиво. Крупные особи (15-16 см) следовали только за изображениями движущимися головой вперёд (Сбикин, 1980). Ранние личинки карпа сначала глотают все объекты подряд, в частности, непереваримые, а потому губительные для них оболочки яиц артемии, но через несколько суток начинают охотиться только на подвижных съедобных гидробионтов. Однако, и бентофаги и хищники могут быть приучены питаться пищевыми гранулами.

В экспериментах на плотве обнаружена достоверная асимметрия в обигании препятствий при наличии незнакомого предмета (Извеков, Непомнящих, 2013). Сделан вывод, что плотва анализирует предметы по большей части левым глазом.

Большинство промысловых рыб обладает **цветовосприятием**. По сравнению с человеком спектр цветовой чувствительности рыб смещен в коротковолновую область – при темно-красном свете они ведут себя как в темноте. Отсутствие цветового зрения обнаружено у скатов. На большой глубине цветовое зрение в значительной мере теряет смысл. Уже на глубине 10 м красная часть спектра солнечного освещения пропадает. Многие глубоководные рыбы – красные, т.е. всё равно, что черные. У рыб живущих в условиях высокой освещенности обнаруживается четкое различие цвета. Мальки лосося при первом предъявлении предпочитают икру окрашенную в красный цвет, но могут быть приучены предпочитать зелёную, желтую или коричневую. Цветная окраска зрелых самцов трёхиглой колюшки имеет сигнальное значение для самок и самцов. Колюшки реагируют даже на бесформенный объект окрашенный сверху в синий, а снизу в красный цвет. Установлено (Deutschlander et al., 2001), что молодь проходных лососей чувствительна к ближнему ультрафиолету, а после ската в море эта чувствительность у них пропадает.

Групповое, в частности стайное поведение основано на зрении. Ночью, в темноте и на глубине стаи рыб или распадаются или становятся более рыхлыми. Скосячивание сельди наблюдается при 0,1 лк – при световой адаптации, при темновой адаптации – 0,001 лк. Личинки сига ночью скатываются по течению, теряют стайность, днём противостоят сносу, но в лунные ночи косяки могут не рассеиваться.

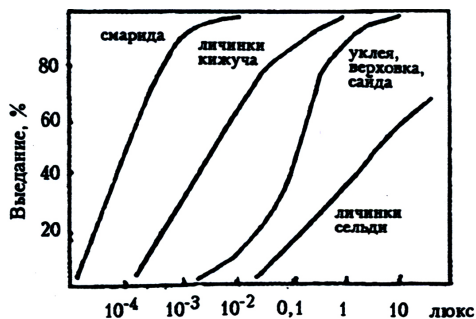


Рис. 11.1. Выедание мелких пищевых объектов мальками при разных освещенностях

Характеристики зрения у рыб исследуются по успешности питания при разной освещенности и при исследовании оптомоторной реакции. Выедание мелких пищевых объектов в зависимости от освещенности демонстрирует рис. 11.1. Мелкие объекты (планктонные ракообразные) выедаются мальками рыб при весьма низких освещенностях – как правило 1/100 - 1/1000 лк. Слишком высокая освещенность также может нарушать поисковую способность рыб.

У налима, морского налима, сома способность находить мелких ракообразных пропадает при освещенности выше 1 лк. Пищевая активность личинок сельди наблюдается при 20-4000 лк, а при 65000 лк они слепнут. Комфортное освещение для карпа 20-4000 лк. Л.А. Волкова (1972) показала, что порог освещенности для успешного питания планктоном у байкальского омуля понижается (зрение улучшается) в ходе онтогенеза. Личинки перестают находить корм при освещенности ниже 1/10 лк, мальки – ниже 1/100 лк, сеголетки – ниже 1/1000 лк, половозрелые – ниже 1/10000 лк.

При наличии зрительных ориентиров рыбы находящиеся в потоке могут удерживаться на выбранном месте благодаря оптомоторной реакции – стремлению сохранять видимые образы в поле зрения путём регулирования скорости плавания. Если в экспериментальной круглой ёмкости создавать круговой ток воды, например, магнитной мешалкой или диском-движителем на валу, то рыба стремится оставаться на одном месте – обычно в самом затененном. В такой установке мы (Яржомбек и Кляшторин, 1972) исследовали скорости плавания, выносливость и энергетику плавания рыб. Рыба выбирала в установке место, где скорость потока была минимальной – у стенки ёмкости. Мальки сёмги (10-12 см) в гидродинамической установке при малых скоростях набегающего потока (до 29 см/с) оставались на месте используя в качестве прижимающих ко дну элементов парные плавники. При более высоких скоростях мальки отрывались ото дна и сопротивлялись течению посредством ундуляционного плавания. Также вели себя в установке бычки. Пелагические рыбы при наличии освещенности плавали в соответствии со скоростью течения.

Пороговая освещенность для оптомоторной реакции у карповых рыб (вобла, сазан, лещ) уменьшается по мере роста в десятки тысяч раз (Протасов, 1978): 0,8-1 см – 0,1 лк, 1,5-2,5 см – 0,001 лк, 6-12 см – 0,00001 лк. Подобные данные имеются и для байкальского омуля: личинка – 0,1, малёк 0,01, сеголеток – 0,001, половозрелый – 0,0001 лк (Волкова, 1972). Это в 10 раз меньшие освещенности чем пороговые показатели для питания омуля.

Длительное пребывание в условиях высокой или низкой освещенности вызывает световую или темновую адаптацию глаз. В соответствии с этим зрительный порог освещенности определяемый по реализации оптомоторной реакции при темновой адаптации понижается в 10, 100, а то и в 1000 раз (табл. 11.1). Приводимые в этой таблице величины пороговой освещенности столь малы, что вызывают изумление. Возможно, это связано с тем, что определения проводились в экспериментальных установках (аквариумах), где вблизи дна и стенок возможна не только зрительная но и иная ориентация.

Таблица 11.1.

Пороговая освещенность для оптомоторной реакции рыб при световой и темновой адаптации, люкс

Виды рыб	Длина, мм	Световая	Темновая
Верховка	6-8	1	0,01
То же	20-25	0,01	0,001
-//-	60-70	0,01	0,0001
Уклея	7-8	0,01	0,001
Ёрш	20-25	0,001	0,0001
То же	90-100	0,0001	0,00001
Щука	70	0,001	0,00001
Горбыль, смарида, ласкирь	60-130	0,00001	0,0000001

Тактильная ориентация в потоке (по ощущению гидродинамических явлений и касания окружающих объектов) характерна для осетровых с плохо развитым зрением, а также для пещерных рыб. При наблюдении глубоководных рыб из подводного аппарата в районе Курильских островов и хребта Кюсю-Палау (Головань, Пахоруков, Сыса, 1989, Головань, Пахоруков, Чмовж, 1989) были обнаружены рыбы привязанные ко дну (скорпены *Pontinus* spp, *Coleorinchus* sp, усатая полимиксия *Polymixia* sp., черный макрурус, палтусы, ликоды, различные бычки, скаты) и рыбы которые держались на расстоянии 0,2-0,5 м от дна головой против течения (бериксы, солнечники, лутяновые, угри, моровые, малоглазый и пепельный макрурусы). Этим рыбам на глубине от 300 до 900 м хватало освещения для осуществления оптомоторной реакции. Некоторым рыбам на этой глубине хватало зрения для поддержания контакта в стаях (лутяновые, минтай). Определённое сомнение в правильности выводов оставляет тот факт, что для наблюдения за поведением рыб в крошечной темноте наблюдателям определённо приходилось включать свет.

Д.С. Павлов (1972) полагал, что личинки костистых рыб ориентируются в потоке только с помощью зрения. Личинки с желточным мешком карповых рыб *Gnathopogon caeruleus* пассивно скатывались из лагуны по протоке в озеро после заката при 1лк, что способствовало их выживанию (Kikko et al., 2015).

В естественной среде оптомоторная реакция осуществима в условиях видимости дна, волн, небесных светил, облаков. При обитании в пелагиали на глубине для осуществления оптомоторной реакции нет условий.

При малых скоростях потока рыба имеет свободу двигаться и медленно и быстро, при больших скоростях потока скорость плавания более определённо соответствует скорости потока. Д.С. Павлов и М.А. Скоробогатов (2014) называют «пороговой» скорость течения выше которой рыбы демонстрируют устойчивую ориентацию по отношению к направлению течения. Величина пороговой скорости увеличивается по мере роста от личинки (1 см/с) до мальков и взрослых (несколько см/с). При очень больших скоростях рыба сносится потоком или сразу, или по мере развития утомления. Оптомоторная реакция может исследоваться и без создания потока – при помощи «оптомоторного барабана» представляющего собой круглую ширму с вертикальными полосами, вращаемую вокруг круглого прозрачного аквариума или полосатого цилиндра внутри круглого аквариума (Мори, 1970, Дехтярьов и др., 2001). Движение полос при вращении барабана заставляют рыб в результате оптомоторной реакции плыть «вдогонку». Движение ориентиров также может создаваться путём иллюзии движения при переключаемых источниках света (Takahashi, 1978). Малоподвижные донные рыбы, такие как бычки, могут только следить глазами за бегущими ориентирами, демонстрируя нистагм. При малых скоростях вращения барабана донные рыбы находящиеся в центре установки могут поворачиваться подобно часовой стрелке. При увеличении скорости вращения рыбы начинают следовать за ориентирами. При слишком большой скорости они следуют с отставанием. При некоторой очень большой скорости вращения они перестают реагировать на движение полос барабана или световых фантомов – при достижении критической частоты мельканий. Для человека смена изображений становится слитной (в кино) при смене приблизительно 20 кадров в секунду. У рыб критическая частота мельканий несколько различается у разных видов и увеличивается по мере развития от личинки к мальку: кефаль, хамса, ласкирь, лещ, окунь (5-15 см) – 50-65 с⁻¹, барабуля, зеленушка, пескарь, ёрш (4-14 см) – 30 с⁻¹, плотва, бычок, ставрида, верховка (3-15 см) – 16-24 с⁻¹. Эти показатели естественным образом меняются, уменьшаясь по мере понижения освещенности и охлаждения воды (сводка, Яржомбек и др., 1985). Жизненный опыт и физиологическое состояние рыб также влияют на проявление оптомоторной реакции. При промысле рыб тралом наблюдается следование за сетной делью не только внутри орудия лова, но и вне его. Для улучшения уловистости трала делались попытки загнать рыб вглубь кутца манипулируя полосатым бревном.

Отношение к потоку воды: предпочтение или избегание движения воды, движение против течения, или по течению называется **реореакцией**. Это отношение осуществляется днём в результате оптомоторной реакции – с использованием зрения и внешних ориентиров. Поблизости

от неподвижного субстрата (дна, стенок) реореакция может осуществляться при слабой освещенности и даже во тьме с помощью сейсмодатчиков, дающих информацию о гидродинамических явлениях, турбулентных вихрях. Сейсмодатчиковая система внутреннего уха рыб реагирует на ускорение и вращение, что также может иметь отношение к ориентации в темноте. Движение навстречу течению характерно для анадромных рыб при движении к нерестилищам в верховьях рек. Активное или пассивное движение по течению наблюдается при скате молоди на места нагула. При скате может наблюдаться пассивное отношение к течению (рыбы в стае располагаются случайным образом), активно-пассивное (рыбы движутся по течению, но ориентированы головой против течения) и активное движение по течению (Павлов, Скоробогатов, 2014). Положительная реореакция изучалась применительно к организации устройств для перехода или перенесения анадромных мигрантов через плотины. К каналу рыб привлекает поток, если он превышает течение на некоторую «пороговую» величину. Как правило это несколько см/с, для крупных осетров даже 25 см/с (Павлов, Скоробогатов, 2014).

Исследование реореакции (оптомоторной реакции) мальков нерки Курильского озера (Pavlov et al., 2013) показало, что сопротивление сносу течением проявляется различным образом в зависимости от местообитания и обстоятельств. Сплывающие по течению мальки и стайки мальков в прибрежье по большей части не сопротивляются сносу. Ночные прибрежные агрегации и мальки из озерной литорали наоборот – обычно проявляют выраженную оптомоторную реакцию. Вынесенные бурным течением на отмель покатышки сопротивлялись течению т.е. обладали оптомоторной реакцией.

Наблюдения из подводных обитаемых аппаратов (ПОА) на больших глубинах (до 1200 м), где зрение не может иметь значения в ориентации, показали, что донные и придонные рыбы как правило ориентированы головой навстречу течению.

ИСКУССТВЕННОЕ ОСВЕЩЕНИЕ ДЛЯ УПРАВЛЕНИЯ ПОВЕДЕНИЕМ

Имеется значительное число публикаций о реакции пелагических рыб на искусственное освещение и источники света в ночное время в связи с промыслом, использующим привлечение рыб к орудиям лова. Сильное ночное искусственное надводное и подводное освещение не свойственно для естественных водоёмов. Однако, в рыболовстве используется положительная реакция многих подвижных пелагических рыб на искусственные источники света. Бен-Ями (Ben-Yami, 1988) полагал, что привлечение рыб источником света при ночном промысле связано с их обычной или привычной реакцией на естественное освещение. Те рыбы, которые днём поднимаются ближе к поверхности, подходят ближе к источникам света. Положительно реагируют на источник света и ловятся многие сельдеобразные (шед, бонга, шпрот,

анчоус, тюлька, сельди, сардины, сардинеллы), макреле-щуковые (сайра, макрелешука), ставридовые. Макрели, молодь тунцов держатся дальше от освещения, дальше всех – крупные хищники. Он утверждает, что во время нереста рыбы светом не привлекаются. Однако, В.В. Овчинников и Е.А. Возмитель (1971) утверждали, что сардины и каранксы собираются на свет (особенно фиолетовый), когда их гонады находятся на высокой стадии зрелости. Особенно распространён лов с применением света дальневосточной сайры. Сайру приманивают к судну высоко расположенными «люстрами» фиолетового света и концентрируют источником красного света. По сообщению А.Г. Гусара (1967) реакция на искусственный свет у черноморской хамсы непостоянна и трудно предсказуема. Она зависит от гидрологических условий, физиологического состояния рыбы и состава стаи. Каспийские кильки успешно привлекаются и направляются световым фантомом к жерлу рыболовного насоса. А.М. Стафикопуло (2014) сообщает, что в январе в Азовском море погружение под воду светильника 1500 Вт за 2-2,5 ч создавало плотное скопление тюльки на глубине 2-8 м над дном, что способствовало высоким уловам конусной ловушкой и рыбнасосом. После выключения лампы скопление рассеивалось в течение получаса. Включение искусственного освещения – сигнал к питанию, миграции. Однако, рыбы могут «одуматься» через несколько минут.

О реакции донных и придонных рыб на искусственное освещение сведений гораздо меньше. Это в основном результаты наблюдений из ПОА снабженных прожекторами. Наблюдения А.А. Помозова (1989), Г.А. Головань, Н.П. Пахорукова, Ю.В. Чмовж (1989), Г.А. Головань, Н.П. Пахорукова, Ю.В. Сыса (1989) показали весьма слабую или нейтральную реакцию на различных донно-придонных рыб на приближение ПОА с включенными светильниками 1кВт. Обычно рыбы, в частности, палтусы, макрурусы, бериксы, акулы, миктофиды, морские окуни, угри отплывали в сторону при приближении аппарата на расстояние порядка 1 м. У окунеобразных даже наблюдалось агрессивное поведение по отношению к светильникам. Минтай при придонном обитании яркого света избегал, но в рассеянном свете вёл себя спокойно. Яркий импульсный источник 1200 Дж мог вызывать уход.

Фототропизм рыб заключается в том, что они ориентируются спиной к свету. Если освещение снизу – рыба с нарушенным вестибулярным аппаратом переворачивается, нормальная становится под углом к свету. При освещении снизу уходит в сторону.

Фототаксис, отношение рыб к источнику света, может быть положительным или отрицательным и меняться в зависимости от стадии развития. Молодь сельди демонстрирует положительный фототаксис, взрослые при сильном освещении уходят в глубину. После вылупления личинки фитофильных карповых имеют положительный фототаксис – стремятся от дна к поверхности определённо в связи с кислородными условиями и необходимостью наполнить газовый пузырь. Ранние личинки бычка (*Pseudogobius ezocinus*) до изгибания уростилия демон-

стрируют избегания яркого света. На более поздних стадиях развития эта реакция пропадает (Okajima, Onikura, 2015). В связи с развитием активной подвижности отношение к освещенности может меняться на противоположное в связи с избеганием хищников.

Личинки лососевых и осетровых после вылупления имеют отрицательный фототаксис – прячутся в грунте и под камнями. С развитием подвижности это отрицательное отношение пропадает. Но стремление уйти в тень у мальков лососевых рыб проявляется как реакция на испуг. У взрослых рыб развивается сложное поведение в значительной мере связанное с освещенностью. Суточная ритмика активности и вертикальных перемещений определяется солнечными циклами и явлениями связанными с луной. Отрицательное отношение к освещению демонстрируют личинки миноги – их скат в море наблюдается только в тёмное время суток (Назаров и др., 2014). Сложное отношение к освещенности демонстрирует горбуша при заходе из моря в реку (Кириллова, Кириллов, Черешкевич, 2014). Ход прекращался с понижением освещенности при наступлении вечерних сумерек и возобновлялся при рассветном увеличении освещенности выше 10 лк. Интенсивность хода также понижалась днём вдвое при увеличении инсоляции до величин порядка 70000 лк.

ОТНОШЕНИЕ РЫБ К ТЕМПЕРАТУРЕ

Терморцепция рыб отличается от таковой у существ с постоянной температурой тела. У большинства рыб нет эталона для сравнения. Их телесная температура мало отличается от температуры воды, если рыбы достаточно долго находятся в одном месте. Тело имеет некоторую температурную инерцию и достаточно быстрые и резкие изменения температуры воды, например в связи с изменением глубины, могут быть рыбой почувствованы. Рыбы ощущают разницу температур в 0,1 °C, а некоторые даже 0,03 °C (Hoar, Rendal, 1970). Треска якобы способна определять разницу температуры в 0,03 °C и двигаясь со скоростью порядка 2 м/с может обнаружить различие температуры порядка 1 °C на километр. Сельдь отличает разницу температуры 0,2 °C.

В естественной среде рыбы демонстрируют «термопреферендум» (предпочтение некоторой температуры). О температурных предпочтениях промысловых рыб можно судить по сезонным ареалам их обитания. Рыбы эпипелагиали зимой смещаются в воды с более высокой температурой (лососи, акулы, сельди, сардины, ставриды). Многие морские донные рыбы, летом обитающие в прогретом мелководье, при осеннем захлаживании уходят под промежуточный холодный (200-300 м, порядка 0 °C) слой в область с постоянной температурой 2-3 °C (камбалы, палтусы, терпуги). Особо холодолюбивые рыбы, такие как навага, наоборот, при зимнем охлаждении выходят из глубин в более комфортное для них побережье Н.П. Новиков (1974) суммировав данные по уловам 13 видов промысловых рыб материкового склона северной части Тихого океана показал, что максимальная встречаемость

палтусов, угольной рыбы, макрурусов, тихоокеанского клювача, приходится на температуры в области 4 °С, хотя общий диапазон встречаемости весьма широк – от 0 °С и даже отрицательных значений до 10-12 °С. Максимальные ловы длиннопёрого шипощёка наблюдаются при более низких температурах – в области 2 °С, а в распределении ряда видов имеет место два максимума в области 5 и 7 °С, по-видимому в связи с сезонными миграциями (малоротые камбалы, черноротый окунь, аляскинский окунь).

Температура эпипелагиали определённо влияет на распределение лососей в океане. При наличии в июне температурного градиента на акватории океанской стороны Курил от 2 до 12 °С горбуша практически отсутствовала при температуре ниже 4 °С (Старовойтов и др., 2010)..

Температурный преферендум изучался многими исследователями в экспериментальных условиях – по большей части в термо-градиентных установках – длинных лотках-аквариумах, в которых при помощи нагревателей и холодильников создавался температурный градиент. Эти работы почти исключительно выполнялись на мальках, потому что создать большой градиент-прибор практически трудно. Этим вопросам применительно к пресноводным рыбам бореального комплекса посвятил главу в монографии В.К. Голованов (2013). При опыте рыба сначала помещается в ту область температурного градиента, где температура такая, к какой рыба адаптирована. В летнее время взятые из обычной в наших широтах воды с температурой 18-20 °С теплолюбивые рыбы (лещ, густера, карп, плотва, окунь) уже через час избирали более высокую температуру 21-23 °С. Через несколько (2-10) суток теплолюбивые рыбы концентрировались в зоне «окончательно избираемой температуры» 25-29 °С. Холодолобные рыбы (сиговые, лососевые,

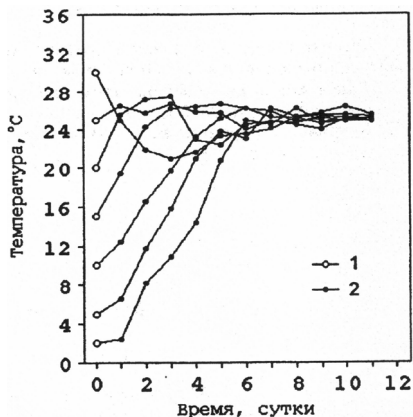


Рис. 11.2. Динамика установления окончательного температурного преферендума у молоди окуня при различных температурах акклиматизации

налим) за такое же время смещались в область 15-17 °С. В.В. Зданович и В.Я. Пушкарь (2010) изучали динамику выбора предпочитаемой температуры мальков (1-4 г) и нашли предпочитаемые летние температуры карпа 26-32 °С, белого амура 29-34 °С, русского осетра 22-27 °С, стерляди 21-25 °С, сибирского осетра 21-26 °С. В экспериментальных условиях, как было показано на сеголетках окуня (Свирский, 1996), для окончательного выбора предпочитаемой температуры требовалось 6-8 суток (рис. 11.2). Время выбора естественным образом зависело от того, насколько температура предварительной акклиматизации отличалась от избираемой температуры.

Промысловых рыб принято делить на теплолюбивых и холодолюбивых по температуре «эколого-физиологического оптимума», при которой происходит наиболее эффективный рост. В то же время теплолюбивым рыбам бореальных водоёмов приходится зимой обитать при температурах близких к нулю градусов. Рыбам континентальных водоёмов некуда деться из мест постоянного обитания. Холодолюбивые пресноводные рыбы при предоставлении выбора предпочитают температуры 10-20 °С (лососевые, сиговые, налим). Весьма низкие температуры не являются барьерами при миграциях. В.П. Шунтов (2014) утверждает: «...летом ... горбуша и другие виды лососей мигрируют из океана в Охотское море ... через очень холодные пятна апвеллинга... и даже задерживаются в них для питания» (разрядка моя, А.Я.). Изучение образа жизни меч-рыбы в июне-ноябре в водах Южной Калифорнии (Sepulveda et al., 2014) показало, что в дневное время (6-18) рыбы опускаются из слоя выше термоклина (50-100 м) из области с 16-23 °С и 8-3 мг/л O₂ на глубину 250-350 м (9,5-10 °С, содержание кислорода менее 1 мг/л). Там же в это время на вертикальный ярус ловились в гораздо большем количестве акулы-лисицы и опаки.

В.К. Голованов (2013) изучая в течение года термопреферендум молоди леща пришёл к выводу, что при предоставлении термоградиента от 2 до 30 °С молодь леща летом предпочитала температуру 27±0,3 °С, зимой в области 1 °С, осенью и весной – 13,6±0,5 °С, а в промежуточные периоды 6,3±0,4 °С. Однако такая сложная картина не наблюдалась у других видов. Радужная форель, независимо от температуры акклимации (5, 10, 15, 20 °С) в различные сезоны года выбирала температуру в пределах 11-16 °С, озёрный голец – 11,8 °С. Как оказалось выбор температуры в течение года зависит от упитанности и наличия корма (Свирский, 1996). В естественных условиях рыбам чаще приходится иметь дело с вертикальным градиентом температуры. Летом поверхностный слой прогревается до комфортных температур или до слишком высоких для вида значений. На глубине от нескольких метров до нескольких десятков метров летом образуется более или менее выраженный «слой температурного скачка» или «термоклин», под которым находится более холодная вода. Осенью на всю зиму в водоёмах образуется низкотемпературная «гомотермия» до глубины от десятков до 200 м. В океанических бореальных водоёмах летом ниже термоклина находится «промежуточный холодный слой». В Охотском море это вода с температурой в области нуля градусов и даже несколько ниже. Глубже находится более тёплая вода. Разные виды и даже разные возраста обладают разными предпочтениями.

По-видимому для промысловых рыб невозможно быстрое, в течение нескольких минут преодоление градиента температур в 15 °С. В этом случае наблюдается тепловой или холодовый шок. Тем не менее известны впечатляющие факты преодоления температурных градиентов. Ж. Лекруа (Lecroix, 2013) описывает «занывивание» атлантических лососей в море по-видимому с целью фуражирования из зоны поверхностной тем-

пературы 12 °C в 8 °C – разница 4 °C, в 4 °C – разница 8 °C, и даже из 20 °C в 8 °C – разница 12 °C. Причем такие заглубления наблюдались по несколько раз в течение светового дня. Широко известна схема Дж. Бретта (Brett, 1971) суточных вертикальных миграций мальков нерки летом в озере – ночью они обитают и питаются у поверхности, на зорях в верхних тёплых слоях воды при 13-17 °C, днём погружаются ниже слоя «температурного скачка» в область температур 5-6 °C., т.е. быстро меняют температуру обитания на 7-11 °C. Бычек (*Chaenogobius isaza*) в японском оз. Бива с глубины 45 м поднимался на закате к скоплениям планктона преодолевая термоградиент 10 °C (Takahashi, 1980). Тропические миктофиды совершают ежесуточные вертикальные миграции поднимаясь ночью на горизонт порядка 100 м и меньше с глубины 300-1200 м из зоны температуры 4,5-11 °C до 22-27 °C (Гиргосов, 2005). Т. Исихара (Ishihara, 1977) сообщал о нерестовых и кормовых миграциях морского леща и желтохвоста с пересечением термоклина, при котором изменение температуры достигало 4,5 °C в минуту. Личинки салаки в дневное время в мае-июне перемещались в температурных пределах 4 °C (Sjoblom, Parmanne, 1979).

В термоградиентных установках караси иногда приходили привлеченные кормом в отсек, где температура была губительно высока (Лещева, Жуйков, 1989). Молодь карпа летом предпочитает температуру 28-30 °C, но заходит для питания в область с температурой 34 °C (Смирнов и др., 2013). При ежесуточных вертикальных миграциях температурные предпочтения могут рыбами не реализовываться под давлением более сильных стимулов. Для промысловых рыб известны определённые температурные пределы обитания: двукрылая летучка 22-29 °C, дальневосточные лососи во время океанского нагула 2,3-12 °C, минимальная температура нагула длинноперого тунца и меч-рыбы 10-12 °C, у желтоперого тунца и синего марлина 18-20 °C (Парин, 1988).

Температурные условия конкретной акватории в пределах ареала обитания могут не представлять рыбе оптимальных для роста условий (Яржомбек, 2011). Осетровые в сибирских реках обитают при температурах значительно ниже экологического оптимума, обнаруживаемого при выращивании в искусственных условиях. Средние температуры обитания атлантической трески колеблются от 3 °C у Лабрадора до 12 °C в Кельтском море, что определяет различия в скорости роста в несколько раз (Brander, 1994).

Температура зимовки рыб может быть различна даже у рыб одного вида. Горбуша оставшаяся на зиму в Охотском море обитает при температуре 0,5 °C (Шунтов и др., 1993), при которой рост невозможен, но уже при 2 °C наблюдается эффективное питание. Ю. Сакаи с сотрудниками (Sakai et al., 1996) описывают условия зимовки лососей в северной части Тихого океана – на глубине 25-55 м при 4-8 °C. Многие виды бореальных морских рыб, обитающие в теплое время года в мелководном прибрежье на зиму уходят по материковому склону из захлаживаемого до отрицательных температур поверхностного слоя в водные массы «тёплого промежуточного слоя» (200-600 м), где вода круглый год имеет температуру

3-3,9 °С (камбаловые, терпуги, морские бычковые). Можно видеть (табл. 11.2), что ещё глубже температура несколько ниже. Целесообразность таких миграций ясна. Однако механизм такой миграции неясен. Возникает вопрос – как бы мы поступили на месте этих мигрантов не имея океанологических сведений? Дошли бы до тёплого слоя и остановились? Рыскали бы ища наиболее комфортную температуру? «Внутренний голос» диктовал бы нам куда нужно идти, где зимовка наиболее комфортная? Зимовальные миграции от прибрежий до материкового склона могут быть довольно протяженными.

Таблица 11.2.

Температурная структура прикамчатских вод

Водные массы	Зима	Весна	Лето	Осень
Поверхностная	0-200 м -1 – -2°С	0-30 м 2-4 °С	0-50 м 10-12 °С	0-75 м 5-5,5 °С
Холодная промежуточная	0-200 м -1 – -2 °С	30-200 м 0,5-1,5 °С	50-200 м 1-2 °С	75-200 м 1,5-2,5 °С
Тёплая промежуточная	200-600 м 3-3,5 °С	200-600 м 3-3,7 °С	200-600 м 3-3,8 °С	200-600 м 3-3,9 °С
Глубинная	>600 м 2,5-1,5 °С	>600 м 2,5-1,5 °С	>600 м 2,5-1,5 °С	>600 м 2,5-1,5 °С

Жизнедеятельность теплолюбивых пресноводных рыб зимой понижается, но, тем не менее, опыт любительского подлёдного лова на блесну и мормышку показывает, что лещ, плотва, щука, даже карась и карп, а особенно окунь вполне активно «клюют» как над большими глубинами, так и на глубине 10 см при толщине льда порядка полуметра. В зимнее время при подлёдном лове рыб к крючковой снасти привлекает различная приманка. Желудки мальков озёрной нерки бывают наполнены зоопланктоном (т.е. они питаются), хотя усвоение пищи по-видимому крайне слабое – за зиму они сильно худеют.

Нерестовые температуры рыб весьма разнообразны поскольку рыбы делятся во-первых на тепловодных и холодноводных, а во-вторых на нерестующих в разные сезоны. Нерест часто происходит не при температуре «эколого-физиологического оптимума», а при более низких температурах, если это оказывается более целесообразным для успеха воспроизводства (лососевые, осетровые, щука, зимне-нерестующие тресковые, камбаловые).

ХИМИЧЕСКАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ

Хеморецепция (нюх и вкусовая рецепция) играют важную роль в ориентации, внутривидовой коммуникации, пищевом поведении. Рыбы реагируют на растворенные в воде вещества. То, что ощущается обонятельными ямками (ноздрями) называется запахом. То, что ощущается

вкусовыми почками во рту, на губах, на усиках и на других частях тела, называется вкусом. Вкусы и запахи могут быть аттрактивными (привлекательными) или репеллентными (отталкивающими). В лабораторных условиях как аттрактанты проявляются растворимые компоненты пищи, некоторые выделения особей своего вида, ряд чужеродных химических соединений. Привлекательными для рыб могут быть компоненты пищевых объектов : сахара, аминокислоты, бетаины, пептиды, органические кислоты, пахучие спирты, альдегиды, кетоны, аденилаты, продукты метаболизма (амины, карбамид), стероиды, простагландины. Всем известны приятные запахи свежей рыбы, например «огуречный» запах корюшки, специфический запах щуки, окуня и др. рыб. Эти запахи, обусловленные гексеналами, октеналами, октенонами, наннодиеналами и другими растворимыми и летучими соединениями. Как репелленты выступают различные загрязнители (хлор, хлорамин, хлорофос, фенол, ионы тяжелых металлов, кислоты, щелочи, сложные смеси промышленных загрязнителей), вещества, выделяемые потенциальными хищниками, выделения раненых особей своего вида (Дмитриева, Воинова, 1984, Лещева, Жуйков, 1998). Растворённые в воде вещества – «запаховый фон» влияет на интенсивность пищепоисковой активности и питания. Плотва увеличивает частоту схватывания гранул если в воде растворены вытяжки пищевых объектов и перестаёт питаться, если в воду добавить экстракты кожи – сигнал на повреждение хищниками (Касумян, Марусов, 2015). Считается также, что сложные запахи связанные с определённой акваторией (возможно, выделения грунтов, илов, водорослей) могут служить ориентирами при перемещениях рыб, при «хоуминге».

У сумеречных и ночных хищников обоняние является ведущим фактором в пищевом поведении. При обонятельном поиске или избегании, рыбы движутся галсами, определяя направление градиента увеличения или уменьшения концентрации вещества. Известны способы использования пахучих репеллентов, например, эвкалиптового масла, хлора для того, чтобы выгнать рыб оставшихся в углублениях после спуска прудов. Камчадалы в прежние времена, чтобы остановить нерестовый ход лососей и отдохнуть от рыбалки клали в ручей мешок скотского навоза. Р. Рокко с сотрудниками, (Россо et al., 2014) изучали реакцию морской миноги на выделения теплокровных животных (2-фенилтиамин, человеческая слюна). Плавающие миноги демонстрировали избегание, находящиеся в укрытии не реагировали.

Исследования на озёрных жилых производителей симы и нерки показали, что для поиска нерестовой реки обоняние более важно чем зрение и магнитная чувствительность. При хоуминге запах может играть роль сигнала на некотором расстоянии от искомого места, но, конечно, не за тысячи миль.

Известны попытки создать репеллент против акул. Изготавливались пакеты содержащие 20% ацетата меди и 80% нигрозина (синей краски). Отмечен положительный результат, который к сожалению наблюдался не всегда (Мак-Кормик, Аллен, Янг, 1992).

Ольфакторная рецепция (нюх) считается как и у высших животных способом определения очень малых концентраций вещества. Нюху рыб придаётся большое значение при объяснении поиска «родной» реки, привычного местообитания. Такие соображения высказаны при анализе перемещений сельди-шеда в ольфакторном поле нерестовой реки (Dodson, Dohe, 1984). В обзоре, посвященном роли органов чувств в поведении сёмги (Шпарковский и др., 1985) приводятся сведения об ольфакторной чувствительности порядка миллионных долей моль/л, чему трудно поверить. Пороги ольфакторной чувствительности к веществам биологической природы, определяемые в экспериментальных условиях, находятся в пределах 10-8 – 10-3 моля (от мг/л до долей мкг/л). Тем не менее, даже такая чувствительность может играть роль только в сравнительно ближней ориентации. Реакция на репелленты у личинок омуля появляется раньше чем на пищевые аттрактанты, что обнаруживается при переходе на внешнее питание (Дмитриева, Воинова, 1984).

Аквариальные исследования на байкальском бычке-желтокрылке (Дмитриева, Остроумов, 1987) подтвердили, что ольфакторная чувствительность играет важнейшую роль в нерестовом поведении. Самки со зрелыми гонадами демонстрируют специфическое преднерестовое поведение, если в их окружение попадает вода, в которой находились готовые к нересту невидимые самками самцы. Конкретно на них действовали вещества выделяемые с мочой. Подобным образом на самцов действуют выделения самок и овариальная жидкость. Самца ухаживающего за развивающейся икрой привлекал её запах, причем особенно сильно запах «своей» икры. Запах самцов вызывал беспокойство и агрессию у самцов обладателей гнезда и избегание у «бродяг». Водный экстракт из гонад самок данио-рерио (карповые) являлся аттрактантом для самцов. Активная фракция феромона связана с комплексом стероидов и глюкоурионидов (Van den Hurk et al., 1982). Разбавленная водой овариальная жидкость вызывала повышение двигательную активность у зрелых самцов осетровых (Мамедов, Касумян, 2005). Выделения личинок-пескороек привлекают к нерестовым рекам идущих на нерест производителей морской миноги. Активным началом в этих феромонах выступают производные стероидов, которым даны соответствующие названия – петромизоамин, петромизостерол-дисульфат, петромизонол-сульфат (Meckley, Wagner, Gurorie, 2014). Имеются соображения, что акулы могут использовать для поиска жертв запаховые вещества содержащиеся в воздушных пузырьках (Савельев, Черников, 1994). Эти соображения основаны на том, что акулы собираются к месту наличия пищи с расстояния гораздо большего, чем аттрактанты могут распространиться путём диффузии в воде, а диффузия по воздуху гораздо более быстрая.

Вкусовая рецепция осуществляется вкусовыми почками расположенными как в ротовой полости так и на поверхности тела, прежде всего на губах и усиках. Объекты питания могут быть обнаружены при

прикосновении и, наверное, при небольшой дистанции. Потенциальные объекты питания могут быть для рыб привлекательными по вкусу, нейтральными и отталкивающими. В экспериментальных условиях рыбам предлагаются обычно гранулы агарового геля, содержащие водные экстракты из различных организмов или химикаты. Поедаемость сравнивается с контрольными агаровыми гранулами не содержащими исследуемого вещества. Т.В Тинькова и А.О Касумян (2013) предлагали плотве, горчаку и форели экстракты дафний, мотыля, ряски, нитчатки, жуков-вертячек и клопов-водомерок. Карповые рыбы оказались разборчивыми, форель брала с одинаковой частотой и привлекательные для карповых гранулы со вкусом дафний и хирономид, и отвергаемые ими вкусы жуков и клопов. Те же авторы (Касумян и Тинькова, 2014) исследовали «детеррентные» (защитные) вкусы различных организмов коралловых рифов для полосатого абудефдуфа. Зоопланктон, ракообразные, ряд бурых водорослей оказались, как и следовало ожидать, привлекательными, некоторые бурые и зелёные водоросли, губки, склерактиниевые кораллы оказались нейтральными, а ряд организмов (голотурии, морские звезды, мягкие кораллы, морские лилии, головожаберные моллюски вызывали резкое неприятие).

Вкусовая чувствительность рыб сравнима с таковой у человека. При сравнении ощущения сладости сахаров человека и карпа обнаружены разные соотношения (Мори, 1970). Порог чувствительности к сахарозе у карпа $1/320$ моля ($0,1\%$) - в несколько раз выше чем у человека. Также более чувствителен карп к лактозе, маннозе, галактозе, рафинозе. К глюкозе, смеси сахаров проростков пшеницы чувствительность человека и карпа одинаковая – порядка $1/20$ моля (1%). Т. Мори также утверждает, что у карповых рыб ольфакторная чувствительность к аминокислотам в отличие от хищных рыб невелика. Есть сведения (Шпарковский и др., 1983), что лососи реагируют на растворы аминокислот при концентрациях от $1,5\%$ до миллионной доли процента, что безусловно вызывает сомнения. В экспериментах на привлекательность (выбор источника водоподачи) $2-4\%$ -ного раствора аминокислот мальки сёмги проявляли четкую положительную реакцию на глутаминовую и аспарагиновую кислоты, менее выраженную на аланин, валин и лейцин, отношение к лизину, метгioniну, цистину и цистеину было индифферентным, а гистидин и аргинин действовали как репелленты. Реакция трески имела приблизительно такой же характер, но гораздо более слабая. В то же время, реакция трехиглой колюшки на гистидин и аргинин по данным А.О. Касумяна и Е.С. Михайловой (2014) оказалась весьма позитивной. Такие разногласия естественно заставляют сомневаться в результатах экспериментов.

Большое количество экспериментов по вкусовой чувствительности карповых рыб (при введении в агаровые гранулы корма) много лет проводит А.О. Касумян и иже с ним. Установлено, что при кормлении рыбы сначала ищут источник запаха, а потом «пробуют» пищу на вкус повторяя несколько раз последовательность «схватывание-удержа-

ние-отвержение». Если корм вкусный – он проглатывается, если невкусный – окончательно отвергается. На карпе, лине, леще, усатом гольце и некоторых других рыбах исследовалась вкусовая привлекательность 21 аминокислоты, сахарозы, лимонной кислоты, хлоридов кальция и натрия, а также экстракта мотыля, который обладал несравнимо более привлекательным вкусом. В качестве меры привлекательности использовался коэффициент $100(O-K)/(O+K)$, где O и K - процентные доли поедания гранул в опыте и в контроле. При безусловном приятии коэффициент равнялся 100 (%) – у экстракта мотыля. Положительная реакция (коэффициент больше 33) обнаружен у аминокислот цистина, пролина, глутаминовой и аспарагиновой кислот, аланина, глутамина, лимонной кислоты, CaCl₂. Нейтральная реакция (коэффициент от 14 до -39) у гистидина, лизина, лейцина, тирозина, глицина, аспаргана, изолейцина, а также поваренной соли и сахарозы. Отвержение (коэффициент от -53 до -100) – триптофан, аргинин, треонин, метионин, фенилаланин, серин, валин. При исследовании усатого барбуса обнаружено резкое неприятие лимонной кислоты, цистеина (реакция как на ожог) и нейтральное отношение к большинству других аминокислот. Эти результаты весьма неожиданны – экстракт кормовых организмов содержит очень высокие концентрации аминокислот, которые якобы должны вызывать отвержение. Может быть дело в том, что использованы не сами аминокислоты, а продажные препараты-стандарты для хроматографии, которые могут быть хлорангидридами аминокислот. Сами аминокислоты по большей части по человеческой оценке вкусны. Глутаминат натрия придаёт раствору вкус мясного бульона, название глицина происходит от слова сладость.

Нейро-физиологические эксперименты на леопардовом фугу (Hidaka et al., 1978) показали: отвергание хинина, соляной кислоты, нуклеотидов, натриевых солей фумаровой, малоновой, янтарной кислот и привлекательность ряда аминокислот. Все эти добавки анализировались на фоне безусловно привлекательного экстракта из моллюсков. Осетровые дистантно положительно реагируют (Пономарёв, Пузиков, 2005) на вытяжки из крабов, креветок и не привлекаются «глурикатом» (препарат на основе глутаминовой кислоты). Однако все эти сведения для изучения поведения в естественной среде имеют несколько «академический» интерес пока не будет установлено, что эти «вкусные» запахи выделяются живыми, неповрежденными кормовыми организмами. Большее значение эти результаты имеют в области аквакультуры, искусственного кормления и рыболовства с применением крючковых снастей. В аквакультуре применяется пищевой аттрактант (attracting mix) для придания пищевой привлекательности искусственным кормам (Benhaim et al., 2013). Смесь состоит из 3 г таурина, 2 г бетаина, 2 г глицина, 2 г аланина и 5 г глюкозамина на 1 кг корма.

Попытки создать искусственные насадки при удебном и ярусном промысле как правило дают положительный эффект при использовании естественных ингредиентов. Например, в Японии использует-

ся «жирная каракатица» – кальмар сдобренный слегка окисленным рыбьим жиром. Насадки на крючок – это поврежденные организмы – черви, личинки, рачки, рыбки. Они выделяют в воду свои внутренние соки. Удильщики-любители часто плюют на наживку, в приваду добавляют корицу, анис, мяту, валидол, чесночный сок и другие пахучие снадобья. Возможно, такие пахучие вещества выступают не аттрактантами, а вызывают ориентировочную реакцию типа «что такое?». При ловушечном промысле внутрь орудия помещается приманка – обычно кусок рыбы. Через несколько дней приманка перестаёт действовать, как полагают из-за вымывания вкусовых веществ. В мои ловушки, содержащие черный хлеб набивались каспийские бычки.

Вкусы и запахи биологических объектов определяются не только аминокислотами, сахарами и минеральными солями. Из кулинарии известно, что вкус пищи определяется также рядом аминов, бетаинов, нуклеотидов; специфические запахи рыбы и других гидробионтов определяются большим числом различных спиртов, альдегидов и кетонов (Байдалинова, Яржомбек. 2011). Благодаря интересу удильщиков-любителей в настоящее время развилась индустрия аттрактантов добавляемых к насадкам и привадам (Воличенко, 2014). Выпускаются порошкообразные, жидкие и желеобразные препараты на основе естественного сырья (мотыль, рыба, ракообразные, моллюски, патока, растительные ингредиенты), а также экстрактов и синтетических аналогов с запахом аниса, банана, персика, шоколада, чеснока, карамели, кокоса, кориандра, кукурузы, миндаля, цитруса, тигрового ореха, клубники, мёда, скопекса, кленового сиропа, «тутти-фрутти», ананаса, вишни, ванили. Все эти средства обладают положительным эффектом при ужении популярных карповых рыб – плотвы, леща, карася, голавля, язя, линя, карпа, амура.

Со вкусовой чувствительностью возможно связана реакция рыб на **солёность воды**. Мы, люди, купаясь в Балтике при солёности 2-4 ‰ находим вкус воды приятным, вкус воды в Каспии и в Черном море менее приятен, а в Океане солёность неприятна и разъедает слизистые. Наиболее известны факты отношения к солёности у рыб мняющих в течение жизни солевые условия обитания (проходные и полупроходные рыбы). Вобла в Каспийском бассейне и тарань в бассейне Азовского моря мигрируют для нагула в опресненные солоноватоводные морские акватории, но избегают высокой солёности (рис. 11.3). Вобла в Каспии приурочена к северо-западу, где морская вода опресняется стоком Волги и кавказских рек. Межгодовые колебания площади распространения тарани в восточной части Азовского моря зависят от стока Дона и не выходят за области с солёностью выше 10 ‰ (Агапов, 1996). Проходные лососи после возвращения из моря к устьям нерестовых рек испытывают явное предпочтение опресненных вод (Яржомбек, 2010). Морские миноги оз. Мичиган при движении к нерестовым рекам придерживаются «шлейфов» речных вод отличающихся от озерной воды не только температурой, но показателем электропроводности (Meckley,

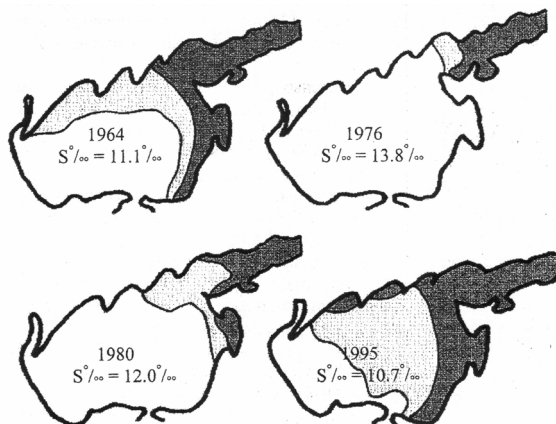


Рис. 11.3. Нагульные пространства тарани в Азовском море в зависимости от солёности (Агапов, 1996)

Wagner, Gurorie, 2014). Рыбы низовьев Оби по-разному распределяются в осолонённой Обской губе (Матковский с сотр., 2014): пелядь, чир, пыжьян, ёрш зимуют в пресной области, корюшка, ряпушка, муксун — в северной части губы, ближе к морю.

А. Витфилд (Whitfild, 2015) обсуждая вопрос о малочисленности пресноводных видов в эстуариях разделил рыб на 4 группы. Пресноводные, нагуливающиеся в эстуариях при солёности в несколько промилле (сазан, щука), весьма эвригалинные пресноводные рыбы тёплых стран (мозамбикская тилапия, карпозубик изменчивый), весьма эвригалинные морские эстуарные виды, обитающие в широком диапазоне солёности эстуария (*Elops machnatus*, *Gilchristella aestuaria*, *Megalops cyprinoides*, кефали), «слегка эвригалинные» морские виды иногда заходящие в распресненные участки эстуария (*Albula vulpes*, *Epinephelus malabaricus*, *Pomatomus saltatrix*, *Sphyrena barracuda*). Он связывал такое отношение к солёности с физиологической приспособляемостью. Однако, по всей видимости, поведение управляется именно вкусовой чувствительностью к подходящей или неподходящей для обитания солёности водной среды.

РЕАКЦИЯ НА pH

Рыбы обитают в водоёмах с некоторым подходящим для них показателем кислотности или щелочности. Во всяком случае, в аквариумистике подчеркивается важность величины pH при содержании рыб для их жизнедеятельности и размножения. Исследования на кумже и ручьевом гольце показали, что форель избегает высоких pH (щелочности) в пределах 4-7, в то время как гольцы относятся более индифферентно (Fost, Ferreri, 2015). Это связывается с распространением этих видов в ручьях Пенсильвании.

РЕАКЦИЯ НА СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА

Внешних рецепторов содержания кислорода в воде у рыб по-видимому нет. Однако, недостаток кислорода может ощущаться по «ухудшению самочувствия» и вести к поиску более комфортных условий для дыхания. Очевидно, дефицит кислорода вызывает «одышку» и заставляет рыб «рыскать» и успокаиваться в комфортной области. Люди также избегают «духоты» часто не вспоминая о кислороде. Рыбы при заморных условиях поднимаются к поверхности и хватают ртом воздух. Т. Мори (1970) рекомендует при удебной рыбалке привлекать рыб стационарным аэратором. А.Н. Антонов (2005) обосновывает использование подлёдной местной аэрации для концентрации рыбы в некоторой области заморного водоёма для успешного облова. Известно (Матковский и др., 2014), что рыбы среднего течения Оби после ледостава, прекращающего атмосферную аэризацию притоков с заболоченной западно-сибирской равнины, спускаются для зимовки в обскую губу. Поднятие глубинных, бедных кислородом водных масс в Аравийском море и Гвинейском заливе оттесняет промысловых рыб (ставриду, скумбрию) в более комфортную зону. Если у рыб нет выработанного или врожденного стереотипа избегания кислородного дефицита, наблюдается гибель, иногда массовая. Рыба не знает «карты» океанологических показателей, при обширной области кислородного дефицита уйти некуда. В то же время, рыбы могут некоторое время «мириться» с недостатком кислорода, например, ради питания. Оксифильные представители черноморской ихтиофауны (барабули, смариды) обнаруживаются в глубоких местах кислородного дефицита. Устойчивые к дефициту кислорода гольяны (*Pimephalus promelas*) используют зоны некоторого кислородного дефицита (2-3 мг/л) в качестве убежища от хищников (щука, судак, окунь, сомы), которые предпочитают надолго не задерживаться в таких местах (Hedgest, Abrahams, 2015). Переносимость кислородного дефицита повышает низкая температура. Типичным примером является зимовка многих рыб Охотского и Берингова морей под промежуточным холодным слоем – также в условиях температуры не выше 3 °С на глубине 300-400 м, где содержание кислорода постоянно низкое – порядка 1 мг/л. В холодной океанской абиссали постоянно обитают при 0,15-0,2 мг/л такие объекты промысла как макрурсы, химеры, клыкачи.

Следует заметить, что на больших глубинах рыбы (во всяком случае донные обитатели Байкала) не избегают метановых «сипов», которые очевидно не причиняют им вреда (Сиделева, Фиалков, 2014).

РЕАКЦИЯ РЫБ НА ЗВУКИ, СЛУХ

Рыбы в разной степени обладают чувствительностью к колебаниям среды в широком диапазоне частот (табл. 11.3).

В.И. Кудрявцев (2013) сделал обзор данных о слуховой чувствительности промысловых рыб применительно к разведке, лову и управлению поведением. Острота слуха определяется величиной слухового порога –

минимальной громкостью, на которую определяется поведенческая реакция. Инфразвуки не воспринимаются рыбами во взвешенном состоянии без контакта с грунтом. О чувствительности рыб к ультразвуковым колебаниям (выше 15 кГц) имеются противоречивые сведения. Обычно считается, что ультразвуковое зондирование не влияет на поведение рыб. Однако описаны случаи реакции лососей в эстуариях, когда они при ультразвуковых зондирующих сигналах косаток прижимались ко дну. Специальные исследования (обзор – Кудрявцев, 2013) показали, что сельди и тресковые реагируют на ультразвук высокой интенсивности (100 дБ и более).

Таблица 11.3.

Восприятие рыбами упругих колебаний среды

Явление	Частоты, Гц	Воспринимающие структуры
Вибрации, инфразвуки	0,1-16	Тактильные рецепторы кожи
Звуки низкой частоты	16-100	Боковая линия, пузырь
Звуки низкой частоты	100-1000	Внутреннее ухо (лабиринт)
Звуки высокой частоты	1000-15000	Внутреннее ухо при наличии связи с плавательным пузырём
Ультразвуки	Выше 15000	Не обнаружено

Таблица 11.4.

Слуховая чувствительность некоторых рыб

Рыба	Область частот, Гц	Порог, дБ
Пятнистый тунец	550	84
Сайда	300	65
Сельдь	1200	54
Камбала-лиманда	120	54
Треска	180	50
Карась	400	34
Черный горбыль	320	25-35
Гольян	400	20-35
Огненная тетра	-	21

В области звуковых (для человека) частот 50-4000 Гц пороги чувствительности разных видов различны (табл. 11.4.). Высокие пороги (слабая чувствительность) характерны для рыб обитающих в среде с высоким шумовым фоном (волнение, прибой). Острым слухом (низкий порог) обладают рыбы тихих континентальных водоёмов. Исследования реакции пелагических рыб (тихоокеанская сардина, дальневосточный анчоус, малоротая корюшка, восточная скумбрия) на низкочастотные акустические сигналы (40-60 Гц, длительность 0,1 с, интервалы 1-1,5 с) показали, что порог реакции составляет 76 Па. Рыбы реагируют

броском в сторону противоположную от источника звука, повышением скорости плавания, уплотнением стаи и заглублением (Сорокин, Пенкин, Лебедева, 1986). Направление на источник сигнала определяется стаей при расстоянии от источника звука не менее 150 м.

Звуки, сопровождающие рыболовные мероприятия (движение судов, вибрация оснастки активных орудий лова, трение и удары о грунт), являются важными факторами при рыболовстве. М.Ю. Кузнецов (2011) сделал всесторонний обзор известных сведений о реакции промысловых рыб на шумы судов. Частотный диапазон максимальной энергии спектра шумов двигающихся дизельных судов находится в частотном диапазоне максимальной слуховой чувствительности большинства промысловых рыб (в области 100 Гц). Двигательную реакцию скоплений рыб в толще воды вызывает уровень звукового давления превышающий слуховой порог рыб на 18-35 дБ. Косяки реагируют заглублением и уходом с курса движения судна. Треска и сельдь могут воспринимать шум судна за несколько миль. По рекомендациям ICES шум промыслового судна на частотах ниже 1 кГц не должен превышать порог восприятия рыбы на расстоянии 20 м. Для трески и сельди максимальный допустимый уровень шума 132 дБ. Сельдь имеет высокую слуховую чувствительность (низкий порог) в широкой области частот 50-1000 Гц (70-100 дБ). Максимальная дистанция ухода плотвы и окуня от издающего звук (25-74 Гц, 20-30 дБ, длительность импульса до 1,5 сек.) каната составляет 2,5-3,5 м направление ухода – сектор 45-135° (Кузнецов, 1998). Рыбы находящиеся хвостом к источнику звука разворачиваются, находящиеся хвостом к источнику движутся в своём направлении. То есть рыбы определяют направление на источник звука.

Об определении направления на источник звука имеются противоречивые данные. С одной стороны, экспериментальные данные показывают что рыбы правильно определяют направление на источник звука только на расстоянии в несколько метров. В.Р. Протасов (1965) полагал, что рыбы способны определять направление на источник звука на расстоянии длины волны (500 Гц – 2 м). При больших расстояниях рыбы отыскивая источник звука, например, звуки кормящейся стаи, совершают рыскающие поисковые движения. С другой стороны, известно привлечение (в частности акулы) к источнику звуков и вибраций с расстояний во всяком случае больше 25 м (Протасов, 1965). Возможно, звук в ряде случаев является сигналом к поиску его источника. Трансляция записи звуков издаваемых при питании приводит рыб в возбуждение и вызывает ориентировочный рефлекс – рыскание и зрительный поиск. Акулы приблизившись к источнику звука (бьющийся окунь) на 12 м плавали кругами.

Шумы судов оказывают более мощное воздействие на скопления рыб чем акустические и гидродинамические возмущения, производимые тралями. Различаются уровни порога слуховой чувствительности, которые могут быть обнаружены физиологическими методами и уровни (во много раз более сильные) вызывающие двигательные реакции. Реакция промысловых рыб на приближение источника шума (судна) может быть разделена на несколько фаз.

1-я фаза – увеличение беспорядочной двигательной активности, уплотнение скопления, отсутствие единой ориентации движения особей. Направление на источник шума начинает определяться рыбой при превышении сигнала над фоном в 20 дБ.

2-я фаза – типичная фаза избегания – движение от источника шума по градиенту интенсивности. Особи в стае поляризованы в одном направлении, стая еще более уплотняется. Скорость избегания 3-10 Л/с (длин тела в секунду). Сельди часто уходят от источника звука не по прямой, а зигзагами.

3-я фаза – вблизи акустического источника – на расстоянии $\frac{1}{4}$ длины волны при частоте 100 Гц (15 м). Рыбы реагируют отчетливым горизонтальным и вертикальным перемещением в сторону от корпуса судна со скоростью 6-30 Л/с. Быстрые поверхностные рыбы (скупбрия, тунцы, лососи) уходят в основном в сторону. Сельдь, ставрида, молодь тресковых – как в горизонтальном направлении, так и в глубину (0,5-0,7 м/с). После прохождения судна скопление возвращается на прежний горизонт. Всплытие обычно несколько медленнее – до 0,5 м/с. Стаи сардины воспринимали приближение судна за 200-250 м и углублялись на 80-100 м или уходили в сторону на расстояние до 100 м со скоростью 1-1,3 м/с (Коротков, 1978). Стаи хамсы при включении судового двигателя на некоторое время опускались на 10-20 м (Протасов, 1965). По-видимому это связано с выработанным рыбами оборонительным рефлексом.

Косяки не обязательно типичным образом реагируют на источник шума. В секторе движения судна – 20° реагирует 50% косяков сельди на расстоянии 35-1000 м, 41% сардины. Приближение судна вызывает заглубление косяка на 26-34 м.

Донные рыбы по реакции на звук отличаются от пелагических, которые при сигнале опасности обычно удаляются. Для многих донных и придонных рыб характерно затаивание или уход в убежище. М.А. Сорокин (1990) полагает, что использование звуковых излучателей для управления поведением донных рыб не эффективно.

Что касается звукового порога реагирования, то «в ряде случаев слабой реакцией на стимул (вибрация каната А.Я.). ... может быть неоднократное попадание одной и той же стайки рыб (плотва, окунь А.Я.) под воздействие стимула, что приводит к снижению уровня неожиданности... определяющей уровень реакции» Максимальная дистанция ухода плотвы и окуня от издающего звук (20-30 дБ) каната 2,5-3,5 м направление ухода сектор 45- 1350 (Кузнецов, 1998).

Известны попытки использовать низкочастотные мощные сигналы для закрытия от выхода рыб из кошелькового невода. Изготовлен даже широкополосный звуковой излучатель «Гринда» для воздействия на стаи облавливаемых кошельковым неводом рыб. Однако попытки изменить маршрут лососей во время анадромной миграции в отличие от зрительных стимулов (подвижные силуэты на берегу, контрастная полоса на дне, мутевой шлейф, пузырьковая завеса) не увенчались успехом.

В экспериментах показано, что слух в ориентации рыб может играть важную роль кроме зрительной и ольфакторной информации (Parmentier et al., 2015). Личинки коралловых рыб после пелагической стадии по ночам возвращаются в подходящие биотопы для придонного образа жизни, привлекаясь или избегая специфических шумов. Личинок белопятнистого курка привлекал шум барьерного рифа. Личинки кардиналовых рыб избегали шума мангровых и открытых берегов. Личинки хирурга *Ctenochaetus striatus* привлекались всеми испытанными шумами, а личинки *Acanthurus triosteus* на шум не реагировали. Возможно, шумы играют роль и при ориентации более взрослых рыб, особенно при отсутствии зрительных ориентиров ночью.

При взаимоотношениях рыбы **используют различные каналы связи.**

1) Акустический канал рыб осуществляет передачу информации на сотни метров. Наибольшее развитие он получил у донных территориальных видов.

2) Оптический сигнал определяется прозрачностью воды (не более 20-30 м) и освещенностью, весьма важен для поддержания объединенности стайных пелагических рыб.

3) Гидромеханический канал (различные виды турбуленции) обеспечивает общение рыб на расстоянии от десятков сантиметров для мелких рыб до нескольких метров для крупных.

4) Биоэлектрические явления играют определённую роль у рыб с развитыми электрорецепторами. Возможное расстояние коммуникации – несколько десятков сантиметров.

5) Химический канал (запахи) – в связи с распространением растворённых веществ по течению может передавать информацию на значительное расстояние.

6) Непосредственный, тактильный контакт весьма важен для многих видов во время репродуктивного периода (Дарков, 1972).

Звуковая коммуникация играет существенную роль в поведении рыб. При работе под водой в море постоянно слышатся звуки издаваемые рыбами. При переборке тралового улова вибрация морских бычков и лисичек ощущается руками. Исчерпывающие сведения о генерации звуков и звуковой сигнализации рыб содержатся в специальных книгах (Протасов, 1965, Касумян, 2008, 2009). Звуки рыб могут быть произвольными, издаваемыми специальными органами, а могут сопровождать жизнедеятельность (питание, плавание, стридуляция костных элементов, выпускание воздуха из пузыря, поедание жестких организмов, взаимодействия с грунтом).

Произвольно издаваемые рыбами звуки описываются как «урчание» (катран), «стук по дереву» (горбыль), «цоканье» (барабуля), «завод часов» (ласкирь), «барабанная дробь» (рябчик), «удары» (пикша), «рычание» (бычок-кругляк), «кудахтанье» (тригла), «хрюканье» (атлантическая треска). Они на человеческом языке воспроизводятся как бу-у-п, ж-ж-ж, ук-ук-ук, бр-р-р, трек-трек, хряп-хряп, тра-тра-тра и даже как

пароходный гудок (Касумян, 2009). Звуковые сигналы сопровождают угрозу во время стычек, охраны территории, при нерестовых отношениях. Произвольные звуки характерны для донных рыб со сложным поведением – одиночным, постоянно территориальным или во время нерестового периода, а также для рыб обитающих в виде небольших иерархических стай. Звуки дают информацию о размере, возрасте, активности во время нерестового периода атлантической трески и пикши (Wilson et al., 2014, Casaretto et al., 2015).

Непроизвольные звуки связанные с локомоцией, питанием, изменением глубины обитания, опорожнением плавательного пузыря издадут стайные пелагические рыбы. Звуки сопровождающие движение стай (20-50000 Гц) имеют шумовой характер и отличаются невысоким звуковым давлением – 1-2 бара (Протасов, 1965). Спектр шумов различается у стай разных видов. В состав звуков движения входят не только гидродинамические шумы, но также шумы от движения жаберных крышек и сочленений скелета. Непроизвольные звуки образуются также при питании, гнездостроении, интенсивном плавании (сводка – Яржомбек и др., 1985). Непроизвольно издаваемые звуки, например, при питании служат сигналами для других особей и привлекают их. При жевании зерна карпом звуки настолько громкие, что слышны снаружи аквариума «невооруженным ухом». Запись звуков питания транслируемая в воде привлекает рыб. Бьющаяся пойманная рыба и «бултыханье» пловцов и купальщиков привлекает акул.

Гидравлические явления возникающие при движении в воде элементов траловой оснастки воспринимаются рыбами. В темное время в ориентации значение приобретают органы боковой линии (Натензон, 1978, Kuwama, Ueda, 1984). При движении сетной дели со скоростью 2 м/с гидравлические явления на расстоянии 1 м (повышение давления порядка 14 мм водяного столба) видимой реакции у рыб не вызывает. Большее значение в таком случае оказывают зрительные и звуковые стимулы (Коротков, Кузьмина, 1972).

ЭЛЕКТРОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ

Рыбы обитают в электропроводящей среде с особенно высокой электропроводностью в солёной воде. Изучение воздействия на рыб электрического тока имеет два направления – определение чувствительности к биологическим электрическим явлениям имеющим отношение к пищепоисковой активности и коммуникации использования электричества в рыболовстве.

Е.И. Извеков (1996) всесторонне обсудил сведения об электрочувствительности рыб. Рыбы весьма четко делятся на «обычных», без специальных электрорецепторов и электрочувствительных – среди интересных для промысла это пластиножаберные (акулы и скаты), осетровые и сомовые.

Поведенческие акты, по которым судят о электрочувствительности рыб это движения тела или его частей (плавников, дыхательных органов,

глаз), перемещения в поле электрического тока (привлечение, избегание, ориентировочная деятельность), выработка пищевых (положительных) и оборонительных (отрицательных) условных рефлексов. Мерой электрочувствительности является как правило пороговая (самая малая) величина напряжения, при которой обнаруживается эффект. Физиологическими методами (по реакции сердечно-сосудистой и нервной системы) определяются во много раз более низкие показатели тока, но рыба как бы «не придаёт им значения», если они не являются сигналами чего-либо существенного. Различия в порогах вздрагивания между «электрическими и неэлектрическими» рыбами значительны но невелики (несколько В/см) по сравнению с физиологическими (несколько десятичных порядков). Возможно, высокая электрочувствительность акул и скатов даёт им возможность получать биологически важную информацию – биотоки кормовых организмов, электромагнитные поля циклонов, течений и морских волн, то есть позволяют ориентироваться в пространстве, находить добычу, общаться друг с другом, заблаговременно покидать зоны природных катастроф.

Пороговая чувствительность к напряжению и силе тока колеблется у разных видов в очень широких пределах – от 0.05 до 250 мкВ/см, от 8 до 110 мкА/см². Слабые, пороговые для ощущения токи используются для выработки условных рефлексов. Более сильные токи используются как отрицательные стимулы. При действии постоянного тока и униполярных импульсов наблюдается «анодная реакция» – движение по направлению к аноду по причине более сильной стимуляции спинномозговых двигательных центров со стороны анода. В работе Г.П. Данюлите и Г.А. Малюкиной (1967) приводятся поведенческие показатели воздействия тока на сырть, язя и салаку. Пороговое, видимое воздействие (вздрагивание) наблюдалось при напряжении 0,018 - 0,027 В/см, пороговая анодная реакция при 0,07-0,09 В/см, четкая анодная реакция при 0,11-0,17 В/см, обездвиживание происходило при 0,33 В/см. В.А. Пуньшев (1967) описал подводные наблюдения за ловлей морских рыб с применением электрического поля. При действии импульсного тока (27 Гц, длительность 1,2 мсек) сардинелла демонстрировала анодную реакцию – крупная в 3-6 м от анода, мелкая в 2-4 м. Рядом с анодом наблюдалось обездвиживание, электронаркоз. Типичное действие постоянного тока обнаруживается у азово-черноморской хамсы и ставриды: пороговая реакция при 0,5-3 В/см, анодная реакция при 4,6-8 В/см, наркоз при 12-17 В/см. Анодная реакция у донных рыб (скорпена, звездочет, бычки, ласкирь, горбыль) отсутствует (Балаев, 1967).

Высокая электрическая чувствительность сомовых рыб вместе с со способностью генерировать слабые электрические импульсы позволяет им использовать эти явления в коммуникации, во всяком случае при агонистических отношениях (Барон, 2005).

ЭЛЕКТРОМАГНИТНАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ

Различные ферромагнитные наночастицы обнаруженные в теле рыб (в носовых хрящах лососей, в отолитах, в органах боковой линии, в пят-

нах на коже охотящейся ночью золотополосой ронки (Concalves et al., 2014) подозреваются исследователями как элементы магниторецепторов. Есть мнение, что геомагнетизм (магнитное поле Земли) и антропогенные магнитные поля имеют значение в ориентации рыб (Крылов, 2013). При движении в геомагнитном поле возникают электрические наводки, которые могут восприниматься электрорецепторами. Обладающие высокой электрорецепцией акуловые рыбы обнаруживают градиент магнитного поля в области 0,037-1,2 нТ/м. «Стеклянные угри» на подходах к материку по большей части придерживались при плавании направления на северо-восток, а пигментированные мальки угря совсем рядом с устьями рек придерживались восточного направления (Глейзер, 1972). Взрослый европейский угорь при миграции к нерестовым районам Атлантики придерживался направления восток-запад (очевидно врожденное), но под влиянием искусственного источника магнитного поля изменял направление. Тунцы меняли поведение при воздействии поля силой 10-50 мк Т. Имитация магнитной бури влияла на поведение леща, плотвы, густеры, окуня, сельди. Переменное электромагнитное поле с частотой 0,7-7,5 Гц в опытах подавляет двигательную активность и вызывает избегание карпа и форели, что дало повод рекомендовать этот фактор в качестве барьера (Зимин, 2005). В то же время, при опытах на молоди семги когда воздействовали магнитным полем в 4 раза больше горизонтального вектора земного поля, некоторое изменение поведения обнаружено только у трёх экземпляров пестряток семги из 12 (Varelli, Macleave, 1974). Е. Стаатерман и К. Парис (Staaterman, Paris, 2014) не исключают роли магнитного поля в хоуминге личинок, хотя трудно представить как может помочь в ориентации компас без наличия карты.

ТИГМОТАКСИС (ПРИВЯЗАННОСТЬ К ГРУНТУ)

В области Китового хребта (Гершанович, Федоров, 1989, стр. 118) наблюдали из обитаемого аппараты расположение рыб относительно дна: « Самый нижний этаж занимают уплощенные рыбы ...морской язык, скат, нетопырь, удильщики. Второй этаж формируется из рыб... касающихся его только частью нижней поверхности тела и плавниками (скорпена, беспузирный окунь, батизавр). Третий этаж образуют рыбы плавающие в 1-10 см над грунтом и эпизодически касающиеся его (моровые, слитножаберные и галозавровые угри, макрурус-целоринх). В слое 01-1 м над грунтом держатся морской бекас, антиас, колючая акула. На высоте 0,5-4 м...низкотелый берикс (днём), кабан-рыба, ромбочешуйная рыба, глубоководный солнечник, рыба-сабля. Самый верхний этаж занимает ... рунета, широко маневрирующая в придонном 10-20-метровом слое и опускающаяся на дно».

Типичные донные резиденты молодь проходных лососей при подготовке к скату переходит к обитанию в толще воды. Характерный тигмотаксис (привязанность ко дну) пестряток семги пропадает при бассейновом выращивании в больших массах.

12. ПОВЕДЕНИЕ РЫБ В ЗОНЕ ДЕЙСТВИЯ ОРУДИЙ ЛОВА

Ставные невода, различные ловушки, вентери, мерёжи, жаберные сети являются **пассивными орудиями лова**. В них рыба должна зайти сама. Некоторые орудия имеют направляющие крылья, к другим рыб привлекают помещаемые внутрь приманки. Эффективность направляющего крыла зависит от величины угла к направлению движения рыб (Стрекалов, 1990) – чем более полого стоит крыло к направлению движения, тем оно эффективнее. Кроме того имеют значение поведенческие особенности рыб. На Каспии осенью при облове частичковых рыбы идут вдоль крыла по направлению к берегу, а весной при лове сельди рыбы идут по направлению увеличения глубины.

Исследования на модели ставного невода (1:10) поведения небольших (8-12 см) пресноводных рыб (Герасимов, Лапшин, 2009) показали, что чем более выражена стайность и объединенность, тем быстрее и полнее стая заходит в ставное орудие лова. Стая натывается на крыло невода и идёт к ловушке, заходя в ловушку за «лидерами». В ловушке рыбы могут согласованно ходить кругами, а могут быть разрознены и разнообразно ориентированы. Если одна или несколько особей находят выход, остальные быстро подражают лидерам. Все эффекты усиливаются при большей численности. Исследования на ставниках в Черном и Охотском морях (Лапшин, Герасимов, 2008) показали, что стаи наткнувшись на сетное крыло растягиваются, ускоряют движение и заходят в ловушку (сарган, хамса, атерина, ставрида, смарида). Менее организованные стаи барабули слабо облавливаются ставными неводами, кефаль-сингиль наткнувшись на крыло уходит от орудия. Одиночные рыбы (горбыль, рулена, скорпена, бычки, камбалы) малоподвижны и редко попадают в ставные невода. В ночное время в пассивные орудия лова попадает рыба проявляющая сумеречную и ночную поисковую активность – в море это камбалы, навага, терпуг, в пресных водах – налим, сом, угорь.

Для попадания в пассивные орудия лова рыба должна быть подвижна и активна. Обычно это имеет место при массовых нерестовых и других миграциях. В то же время, при ловле идущих на нерест лососей ставными неводами, переполнение ловушки заставляет стаи обходить ловушку. Выборку рыбы рекомендуется поэтому проводить не дожидаясь большого наполнения ловушки. Кроме того, большая плотная

стая имеет возможность «обтекать» невод (Герасимов, Лапшин, 2005) по-видимому в результате следования за краем стаи обошедшей орудие лова.

Жаберные сети бывают донные и плавучие, дрейфтерные. В жаберные сети рыба может попасть только в результате активного движения. Ю.Т. Сечин (2010) предлагал оценивать двигательную активность промысловых рыб сравнивая уловы жаберных сетей и закидных неводов. Искусственное усиление двигательной активности рыб для увеличения улова сетей достигается «ботанием» – ударами шестом по воде. Заросли или коряги обмётываются сетью. В море дрейфтерными сетями промыщляют лососей и сельдь. Хотя сеть по-видимому не отпугивает рыб, расчет показывает, что не более 1/6 лососей пришедших в соприкосновение оказывается обьячеенными (Яржомбек, Абрамов, 2014).

Дрейфтерные сети для ловли лососей в море имеют высоту стенки 6 м. Увеличение высоты сети вдвое не увеличивает улова. Лососи по большей части обьячеиваются в верхней части сети – под наплавами. Похоже, что наплава привлекают рыб к сети. В открытом море для пелагических рыб большую ценность приобретают любые предметы служащие хотя бы временными ориентирами в однообразной синеве пелагиали – источники света, орудия лова, плавающие предметы (Ben-Ami, 1988). Анализ накормленности лососей из сетных уловов показывает, что в сети попадают по большей части лососи со слабым наполнением желудка (Яржомбек, 2005), которые по-видимому более подвижны. Сравнение динамики попадания лососей в сети ночью и днём указывает на влияние состояния рыб – находятся ли они в состоянии нерестовой миграции или это неполовозрелые рыбы в состоянии нагула. Улов может продолжать увеличиваться после ночного застоя (в мае при нерестовой миграции), а может уменьшаться и даже прекращаться (в октябре, при осеннем нагуле) возможно, в связи с увеличением глубины обитания (Яржомбек, 2011) и избегания сети при зрительном контакте.

Донными жаберными сетями промыщляют палтусов и треску. Считается, хотя и без достаточного основания, что донная сеть улавливает донных рыб находящихся от неё на расстоянии порядка 50 м.

Донные ловушки обычно используются при промысле ракообразных и моллюсков. Однако, при ловле крабов небольшой прилов рыбы наблюдается постоянно. Д.А. Терентьев с сотр. (2013) подсчитали, что в водах Камчатки в качестве прилова добывается несколько десятков тонн трески, голубого окуня, лососевых, минтая, липариса, керчаков, желтопёрой камбалы, белокорого палтуса, скатов, лисичек и других видов. Ясно, что рыбы не избегают ловушек. Рыба заходит в ловушку даже в том случае, если ей приходится мордой отодвигать «калитку». На Камчатке в мои ловушки с приманкой набивались местные бычки. В литорали залива Анива (Сахалин) в ловушки типа вентерь у самого уреза воды ночью заходили бычки, навага и камбала. Причем через узкий усынок камбале приходилось протискиваться по-видимому с трудом. Надо сказать, что днём на этой литорали не было ни камбал, ни наваги.

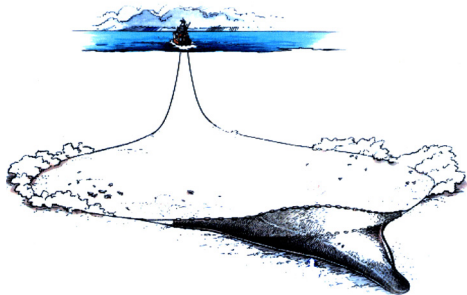
Крючковые снасти (удочки, перемёты, яруса). Рыба попадает на крючок хватая насадку, наживку или имитацию жертвы (блесна, «мушка», пластмассовая модель кальмара и т. п.). Для привлечения рыбы к орудию лова используются различные пахучие привады и приманки. «Клёв» как правило приурочен ко времени фуражирования вида – рассвет, закат. «Отрицательный опыт» рыб разумеется должен обучать рыбу избегать снасти. Но это происходит обычно не с одного раза. При экспериментальном ужении меченых рыб в бассейне некоторые экземпляры попадались и два, и три раза. Известны случаи, когда акула «клевала» на собственный глаз. При ловле стайных рыб важен «групповой эффект». При экспериментах с трёхлинейной пристипой (Ishiwata, 1979, 1979A) рыба улавливалась тем лучше, чем больше была стая. При стайке в 6 особей клёва вообще не было.

Активные орудия лова протаскиваются по дну или в толще воды. Исследования поведения рыб при использовании активных орудий лова (тралы, снюрреводы, конусные сети, бортовые ловушки) проводили разными методами многие исследователи. Целью этих исследований было увеличение эффективности промысла и определение уловистости для использования данных промысла при оценке численности и биомассы промысловых рыб (Яржомбек, Датский, 2014).

Исследования поведения рыб в зоне действия орудий лова при лове активными орудиями лова – снюрреводам и тралами проводились отважными подводными исследователями – В.К. Коротковым, Б.В. Выскребенцевым, В.Л. Ионасом, Л.И. Серебровым, М.Л. Заферманом и другими с использованием акваланга и буксируемых обитаемых аппаратов, а также с применением фотоавтоматов и кино-ТВ-техники.

При ловле снюрреводами донные рыбы сгоняются к сетному мешку мутьевыми шлейфами протаскиваемых по дну «урезов» (рис. 12.1).

Трал является активным фильтрующим орудием лова. В.А. Коротков (1998) пришёл к выводу, что рыбы в общем не испытывают страха перед тралом как таковым. Подпускают его достаточно близко, нередко сопровождают его. При непосредственном облове наблюдаются как общие для всех видов, так и видо-специфические реакции. Реакция ставриды и сардинеллы (14-18 см) могла иметь два варианта. 1) Не за-



ходя в трал стая резко разворачивалась перед сквером и двигалась перед тралом со скоростью траления. 2) Быстро заходит в трал и если удаётся развернуться в конце мотенной части вновь появляется в области крыльев, стремясь уйти от трала в течение 6-7 минут. Ставрида не делала попыток уйти даже сквозь большую ячею, сардинелла искала выход.

Рис. 12.1. Выборка снюрревода

При тралении со скоростью порядка 2 м/с (скорость набегающего потока в трале была, разумеется, меньше, но всё равно – несколько длин тела рыбы в секунду, приводящая через некоторое время к утомлению) как перед тралом, так и в мотенной части рыбы вели себя относительно спокойно, плыли постепенно опускаясь вглубь трала. На границе мотни и кутца, где внутренний диаметр орудия имел 2,5 м возникало беспокойство, паническое разрушение стаи, попытки уйти из трала. Даже вышедшая из трала рыба демонстрировала объединенность с рыбой внутри трала. Новые стаи ставриды и сардин заходя в трал натывались на стаю в мотенной части, разворачивались и уходили из трала, увлекая за собой рыбу находящуюся в трале – как актёры-лидеры.

И.В. Колпачков (1990) приводит сведения о дистанции реагирования пелагических рыб на оснастку трала – 1-6 м. Спугнутая элементами трала треска и пикша промыслового размера обычно совершала «пробежки» порядка 13 м (Серебров, Садохин, 1990).

Донные рыбы, такие как ронка, групперы, камбалы, скаты вели себя иначе чем пелагические рыбы. Они были менее выносливы, более склонны уйти под подбору, затаиться в углубление дна, уйти через большую ячейку крыльев. Наблюдения других специалистов в общем подтверждают эти сведения (Карпенко, 1998, Ионас, 1960, Серебров 2000, Заферман, 1983, Шевченко и др., 2008). При траловом лове наблюдается зона спугивания, зона концентрации между крыльями и зона залавливания в мешке.

Э.А. Карпенко, О.М. Лапшин и В.В. Акишин (2000) подытоживая опыт исследований поведения рыб в трале пишут «... независимо от вида рыбы, последняя ведёт себя в зоне действия трала в целом однообразно: в устьевой части не испытывает особого беспокойства, затем по мере прохода в сужающуюся часть беспокойство возрастает и достигает высокой степени, когда рыба отчаянно пытается уйти из облавливаемого пространства. Практически на всех этапах прохождения вдоль трала особи ориентированы головой в сторону устья (к выходу)» (стр. 11).

Бычки в Азовском море при тралении, если вспугиваются за несколько метров от подбору всплывают на 1-1,5 м то улавливается почти целиком. При приближении трала на 15-20 см могут уходить под подбору. Рывковую скорость выдерживают от нескольких секунд до нескольких десятков секунд. Спутываются мутным шлейфом (Радаков, 1964).

Судак, тарань, сельдь, сарган спокойно плывут перед тралом (Ионас, 1960) и обычно залавливаются при подъеме трала. Тюлька, хамса, атерина перед тралом образуют плотные, чёткие каплевидные стаи. Постепенно «пятясь» (0,1-0,2 м/с) обессиливают и скатываются в трал. Скумбрия при тралении со скоростью менее 1 м/с легко уходит от трала (Voss, 1977).

Обзор сведений о поведении пресноводных рыб при использовании тралов и неводов сделал Ю.Т. Сечин (2010). Б.В. Выскребенцев (1978) различает реакцию на трал рыб, отличающихся по месту обитания на

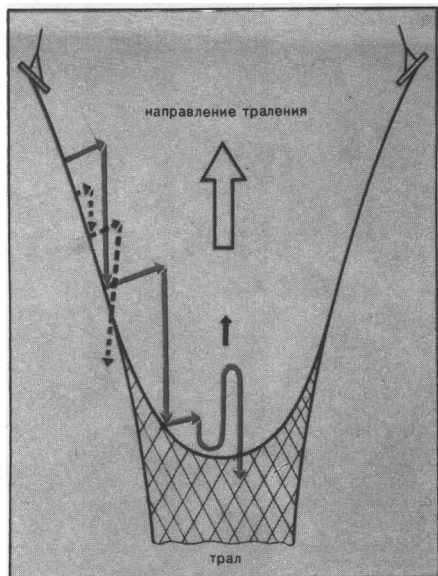


Рис.12.2. Траектории рыб разного размера в створе трала

дне водоема. Донные рыбы перед тралом относительно неподвижны. При приближении грунтропа на 1 м движутся по ходу трала в течение 1-3 мин на расстоянии менее 1 м от грунта. При непосредственном контакте делают броски со скоростью 2-3 м/с. В трале сопротивляются недолго. Активно уходят через прорехи. Придонные спокойны до приближения грунтропа на 1-3 м. Затем маневрируют по вертикали перед тралом. При движении от трала делают короткие броски (0,5-3 м) со скоростью до 4 м/с с остановками и сменой горизонта. Пелагические могут двигаться вместе с тралом, а также активно заходить в трал. Разворот на выход из трала происходит в зоне критического ограничения пространства (сужение мотни). Могут долго двигаться внутри трала при

скорости его движения до 2 м/с. Выход через дель наблюдается редко. Дифференциальная уловистость трала в зависимости от размера рыбы определяется скоростными возможностями рыбы. Мелкая рыба «проваливается» сквозь крупную ячейку крыльев, крупная рыба имеет возможность активно уйти от трала. Это влияет на размерный состав рыбы в улове (рис. 12.2, Заферман, 1983).

Реакция рыб на сетной материал изменяется с возрастом. А.И. Кушнarenко (1975) установил изменение отношения к неподвижной и надвигающейся сети по мере развития осетровых – от игнорирования у мальков до 3-недельного возраста до активного избегания и ухода под нижнюю подбору у рыбок месячного возраста (1 г).

Обзор сведений о поведении рыб при облове береговыми закидными неводами при облове реки даны Е.П. Новожиловым (1998). При завозе бежного кляча по течению обметанная рыба движется вверх по течению в сторону пятного кляча, что и обеспечивает улов.

13. ОБУЧЕНИЕ, ПРИСПОСОБЛЕНИЕ

При некоторых неожиданных стимулах животные проявляют естественную непроизвольную реакцию – **«безусловный рефлекс»** по И.П. Павлову. Человек отдёргивает руку при ожоге, уколе, моргает при струе воздуха, направленной в глаз. Рыбы при неожиданных стимулах реагируют **«кинезом»**, резким движением. Примерами безусловных реакций являются мобилизационно-паническая реакция, оптомоторная реакция, хватание пищи, поведенческие акты связанные с размножением, соперничеством, охраной домашнего участка и другие реакции не требующие предварительного опыта. В поведенческих экспериментах для наблюдения естественной реакции на внезапный испуг часто используются звуковые, гидродинамические, световые и электрические раздражители, прикосновения. Б.В. Выскребенцев для стимулирования панической реакции у рыб на мелководе резко ударял по воде сандалией, В.Р. Протасов ронял на землю тяжелую гирю, а ударял по стенке аквариума кулаком. Появление движущегося силуэта на расстоянии 10-15 м от прибрежного роя лососей вызывало бурную согласованную реакцию и уход на несколько десятков метров всей стаи. Н. Софронов демонстрировал малькам сёмги силуэт хищной птицы. Надо сказать, что резкая двигательная безусловная реакция у рыб на силуэт птицы рассматривается как врожденный ответ через посредство импульсов по «маунтнеровским волокнам» от сторожевых центров головного мозга к двигательным проводящим путям спинного мозга. Привыкания к силуэту гагары выработать не удавалось, в то время как реакция на хищную рыбу могла быть заторможена многократным безвредным предъявлением.

Привыкание к внешнему, многократному безвредному раздражителю может быть квалифицировано как самая простая форма самообучения. При первых ударах по стенке аквариума реакция сначала бывает мобилизационно-панической, потом выражается в виде вздрагивания и в конце концов рыба перестаёт реагировать. В терминах рефлексорной теории нервной деятельности это является выработкой «тормозного условного рефлекса». Рыбы привыкают к самым разнообразным раздражителям. Они привыкают жить в условиях индустриальных шумов, периодической сработки уровня воды, зрительного контакта с хищником, отгороженным стеклом. При многократном предъявлении условного раздражителя без подкрепления, условный

рефлекс пропадает, но по прошествии некоторого времени «обман» забывается и рефлекс может самопроизвольно возникнуть снова.

При выработке **условных рефлексов** у рыб могут возникать явления суммации и дифференцировки. Примером суммации являются многочисленные эксперименты, когда рефлекс, выработанный на одну звуковую частоту или на один световой источник проявлялся при предъявлении других частот или цветов. Дифференциация возникает при наличии разрешающей способности рецепторов, если на одну модальность давать пищевое подкрепление, а на другую болевое (электрический удар).

У рыб удаётся выработать рефлексы второго порядка, т.е. подкрепление даётся при включении света только в случае предшествования ему звукового сигнала. Реакция в этом случае может наблюдаться прямо на звук без ожидания света.

Приобретенные формы поведения обычно противопоставляются врожденным реакциям, хотя такая грань может быть проведена далеко не всегда. Реакция в примитивном виде может быть выработана ещё в эмбриональный период (Хайнд, 1975).

Сложные комплексы длительного мотивированного поведения, именуемые **инстинктами**, содержат в себе как элементы врожденных реакций, так и приобретенные формы поведения. Инстинкт самосохранения выражается в различных формах оборонительного поведения, таких как паническая реакция, уход от раздражителя, составление, стайные маневры, затаивание, уход в убежище, различные «ощетинивания и растопыривания». Проходным рыбам свойственен миграционный инстинкт – система поступков ведущих к пассивным и активным миграциям из рек в моря на нагул и из морей в реки (у анадромных лососей, осетров, сельдей, воблы, колюшек и др. проходных и полупроходных рыб), или из морей в континентальные воды на нагул и обратно для нереста (утри, кефали, некоторые камбалы). Для всех рыб характерен пищедобывательный инстинкт, выражающийся в разных формах «фуражирования» – поиск, погоня за жертвой, хватание, фильтрация и т. п. Собственнический инстинкт выражается в охране территории и убежища, отстаивании единоличного права на полового партнера, если такая форма поведения свойственна виду. Эти формы мотиваций вполне понятны людям. Для некоторых видов рыб свойственно весьма сложное репродуктивное поведение с ухаживанием, привлечением, гнездостроением, заботой об икре и даже о личинках.

Комплексы простых поведенческих актов, имеющих определённую последовательность иногда называются динамическими стереотипами. Например, ряд поступков при добывании дискретной порции пищи, уход в убежище, гнездостроение, нерест, забота о потомстве. В динамическом стереотипе сочетаются врожденные, измененные и приобретенные формы поведения. При скате молоди нерки из озера в море по реке тормозится оптомоторная реакция, что позволяет ей двигаться по течению. Однако снос ее быстрым течением заставляет выработать стереотип сопротивления течению и если ее выносит на отмель, она демонстрирует динамический стереотип – положительную оптомоторную реакцию.

Приспособительные формы поведения позволяют приобретать целесообразные, экономящие время и даже спасительные стандартные реакции, которые, однако, лабильны и могут быть усовершенствованы или утрачены за ненадобностью.

Различные рыбообразные имеют разную сложность развития нервной деятельности. Поэтому механизмы образования приобретенных форм поведения у них различны. Например, приобретенные реакции у миног, хотя и образуются при 3-10 сочетаниях условного и безусловного раздражителей, однако не вырабатываются при временном интервале между ними. Так как они основаны на стойкой сенсibilизации рецепторных и нервных структур, а не на образовании связей между центрами условных и безусловных реакций. Обучение пластиножаберных и костных рыб основано на настоящих условных рефлексах. Скорость выработки простых условных рефлексов у рыб примерно такая же как у прочих позвоночных – обычно от 3 до 30 сочетаний. Л.А. Воловова с сотр. (2014) сообщают об успешном опыте выработки «привычки» обитателей естественного водоёма (уклея, красноперка, густера, окунь) собираться у места кормления при подаче звукового сигнала (300 Гц, 20 Па, 100-290 мс). Появление рыб наблюдалось уже на 2-й день после начала эксперимента. Через 2 недели наблюдался устойчивый сбор рыб с расстояния до 500 м. Эффект имел место и после 10-дневной паузы. Далеко не всякий рефлекс может быть выработан. Хорошо изучены пищевые и оборонительные рефлексы в «челночных камерах», где в качестве условного раздражителя используется источник света, изображение или источник звука, а в качестве подкрепления - порция корма (поощрение) или воздействие электрического тока 1-30 В (наказание – неприятное воздействие). Легче выработать «биологически адекватный» рефлекс, чем заставить рыбу делать нечто ей не свойственное. Легко выработать у вьюна уход в другой отсек камеры при зажигании лампочки или ударе током, но не удаётся заставить его плыть в кольцевой камере пока действует электрический раздражитель – длительное устойчивое плавание не свойственно данному виду. Настойчивые попытки стимулировать движение приводят к тому, что он перестает плыть и только вздрагивает от ударов тока.

Рыболовы утверждают, что рыбы пользуясь не только индивидуальным опытом, но и опосредованным чужим опытом учатся отличать блесну от живой рыбы, рыбу от ядовитого головастика серой жабы. На скорость (необходимое число сочетаний) образования условных рефлексов и длительность их удержания влияют внешние факторы. Крайне низкая или высокая температура, загрязнение воды, болезненное состояние рыбы, истощение, нерестовое состояние усложняют выработку рефлексов и удержание стереотипов.

У стайных рыб хорошо развито опосредованное обучение на чужом опыте и подражание «лидерам» при питании, огибании преград, изменении направления движения, выхода из сетного орудия лова – в частности через прореху. У нестайных рыб (бычков, керчаков, масля-

ков, осетровых) подражание выражено в слабой степени или вообще отсутствует. Однако, следует иметь в виду, что многие виды нередко обитающие одиночно, становятся стайными на открытом пространстве (карпы, караси, лещи, окуни). Им порой доступно опосредованное обучение, подражание, реакции типа актеры-зрители, следование за лидирующей группой или даже одиночным лидером. А.Д. Мочек (1972) обращает внимание, что в семейных группах рыб, когда забота о потомстве распространяется на личинок и мальков, выросшие рыбы получают полноценные оборонительные навыки.

Следует сказать, что индивидуальные «способности» рыб внутри вида, группы оказываются различными. То, что удаётся одним особям, не удаётся другим. А.Ю. Жуйков (1986) разделил подопытных мальков сёмги на четыре группы. У части рыб не удалось выработать двигательный оборонительный рефлекс за 150 сочетаний, у других рефлекс вырабатывался за несколько сочетаний, вторая и третья группы получали навык избегать удар электрическим током при промежуточном числе зажигания лампы. После выпуска лосося с рыбоводного завода на волю и прохождения времени достаточного для жесткой селекции хищниками и птицами, обучаемость оставшихся в живых оказывалась гораздо выше чем у исходного материала в результате элиминации «неспособных». Определение «задним числом» способностей рыб показало, что сачком вылавливались в первую очередь наиболее активные, любопытные особи и в меньшей степени осторожные. Б. Паули с сотр. (Pauli et al., 2015) в аквариальных условиях на гушпи показали, что «смелые» чаще уходят из «трала», но чаще попадают в «ловушку» чем «робкие». Индивидуальные различия поведения особей внутри популяции с разных сторон, в т.ч. и по обучаемости, рассмотрели С.В. Будаев с сотр. (2015). В.К. Красюк (1991) исследуя голянов, хамсу и молодь радужной форели, нашёл возможным делить исследуемых рыб на группы подобные человеческим темпераментам (холерики, сангвиники, ипохондрики и флегматики): 1) активное реагирование и высокий уровень двигательного беспокойства; 2) активное реагирование и низкий уровень двигательного беспокойства; 3) пассивное реагирование и высокий уровень двигательного беспокойства; 4) пассивное реагирование и низкий уровень двигательного беспокойства. Было выявлено достоверное отличие между особями по направлению миграции и реакции на горизонтальную составляющую магнитного поля.

Самообучение, образование устойчивых динамических стереотипов наблюдается у рыб при часто повторяющихся успешных действиях. Сомик-калихтис в аквариуме привыкал делать быстрые вертикальные броски от дна к поверхности воды, чтобы «дыхнуть» воздуха. Когда уровень воды в аквариуме был увеличен на несколько сантиметров, он довольно долго всплывал на привычную высоту и «удивлённо» поплавав на этом уровне «разочарованно» возвращался на дно. Мальки плотвы (30-40 мм) приучались держаться от окуня (85 мм) на расстоянии не ближе 6-8 см. При выработке реакции избегания от более опас-

ного щурёнка (80 мм) они держались на расстоянии не менее 13-14 см. Мальки сёмги подпускали медленно движущегося хищника на расстояние 15-20 см, а быстро движущегося не ближе чем на 30-40 см (Лещева, Жуйков, 1989). В процессе путины у рыб вырабатывается стереотип избегания орудий лова (Коротков, 1998). На внешность неподвижного хищника-засадчика (ротан, налим) реакция вырабатывается с трудом.

Мне приходилось делать киносъемку стайных рыб – атерины, хамсы, песчанки – находясь внутри стаи, наблюдать поведение мальков сёмги в непосредственной близости. Двигая руками очень медленно, удаётся схватить рыбу «за жабры» – есть виртуозы такой ловли. Ряд донных видов, склонных к затаиванию и камуфляжу могут подпустить наблюдателя совсем близко, возможно даже заметив его – как бы в надежде не быть замеченными. Такие факты случаются при наблюдении скорпен, камбал, мурен. На отмелях Балтики мне удавалось, соблюдая крайнюю осторожность, прижимать камбал ко дну палкой и даже ногой. Скорпен легко можно добывать острой, гнать к берегу дощечкой.

Очень сильные изменения естественного поведения наблюдаются при взаимодействии рыб с человеческой деятельностью. Кроме упомянутого увеличения пугливости рыб при регулярной на них охоте, обучению избегать орудия лова, можно привести ряд примеров потери осторожности. На рифах Шарм-эль-Шейха на нескольких языках выставлены запрещения подкармливать обитателей кораллов. Появление на рифе купальщика с куском хлеба вызывает выход из убежищ огромного числа рыб различных видов (попугаи, абудефдуфы, губановые, хирурги, бабочки и др.), которые окружают «кормильца», хватают корм из рук. Это кроме питания неестественным кормом избаловывает рыб, нарушает их естественные стереотипы. При искусственном товарном выращивании поведение рыб ведёт к приспособлению к совершенно неестественным условиям жизни. В рециркуляционных установках карпы и форели выращиваются в условиях огромной плотности – до 20% от объёма воды, переносят ежечасное осушение. Угри на японских рыбоводных предприятиях массами выползают на помост к куче фаршеобразного корма образуя, как выражаются японцы «хризантем» (рис .15.1). Рыбы (карп, форель) быстро (0,5-2 ч) самостоятельно обучаются пользоваться «самокормушками» (Лавровский, 1996) высыпаящими корм при нажатии на рычаг.

Предварительный опыт увеличивает осторожность и расстояние, на которое жертвы подпускают хищника. Неопытная молодь плотвы подпускала щуренка на 6-8 см, опытная – только на 13-14 см. Отмечено накопление опыта треской при ловле на крючок с наживкой и отпусканием после поимки. Из 16 рыб в бассейне большая часть рыб (11 экз) попалась всего один раз, однако были и такие, которым опыт «не шел впрок» – попадались 2, 3 и даже 4 раза. Это указывает на индивидуальную обучаемость рыб. При опытах с карасями четко выраженная ассоциативная связь образовывалась только у 4-х экземпляров из 10.

Память – «способность организма воспринимать и сохранять информацию, мобилизуя и организуя ответ на «знакомый» сигнал в соответствующий момент» (Лещева, Жуйков, 1989, стр.37). Рыбы определённо обладают индивидуальной памятью. Накопление индивидуального опыта невозможно без наличия памяти. Они помнят расположение ориентиров на обитаемом участке, социальный ранг соседей по обитанию, цвет отсека в аквариуме, где они получали положительные или отрицательные стимулы. При экспериментах по выбору предпочитаемой температуры рыба в термоградиентном приборе около часа знакомится с обстановкой, затем активно выбирает предпочитаемую температуру (Голованов, 2013), т.е. рыба должна помнить в какую сторону и в какой последовательности изменятся температура. При пересадке рыбы в новый аквариум рыба также посвящает порядка часа «ознакомлению», плавая с повышенной скоростью вдоль стенок время от времени пересекая объём. После этого, создав в своём сознании «внутреннюю карту» (Михеев, 1991), рыба спокойно и уверенно перемещается в знакомом объёме. Такое поведение также демонстрирует наличие памяти в прямом человеческом смысле этого слова.

Память развивается с возрастом рыб. Мальки плотвы длиной 20-25 мм уже на следующий день «не помнили» выработанную оборонительную реакцию на щуку, при достижении размера 30-35 мм опыт забывался только на третий день. У более взрослых рыб длительность запоминания может без подкрепления сохраняться 2-3 мес.

Однако, некоторые важнейшие весьма сложные элементы поведения являются врожденными и представляют собой, если позволительно так выразиться, генетической памятью. Это выбор места обитания, врожденная реакция на хищника, соседа, различные внешние стимулы, пищедобывательные приёмы, миграционные направления. К таким выводам приходит также Т. Норткот (Northcote, 1982). В этом контексте приобретают некоторый новый смысл представления Ю.П. Алтухова с сотр.(1997), о том, что акклиматизация рыб (проходных лососей и осетровых) из одного нерестового водоёма в другом, чуждом водоёме обречена на неудачу именно из-за приспособленности рыб именно к родному водоёму и определённому направлению миграций. Рыбы имеют огромную плодовитость и, возможно, отбор проходят только те особи, которые имеют совершенно определённую «генетическую память», руководящую ими при нагульных и нерестовых миграциях. Среди лососей одной реки, сельдей, трески, минтая одного района моря наблюдаются устойчивые сезонные расы, отдельности отличающиеся направлением и протяженностью миграций, причем искусственные помеси демонстрируют некое компромиссное поведение (Huntingford, Hunter, Braithwaite, 2012). Многие жизненно важные стереотипы поведения определённо являются врожденными. В качестве примеров можно привести поведение «рыб-чистильщиков», а также рыб подвергающихся чистке рыбами и креветками (Corredor, 1978). Специфическое ритуальное поведение и чистильщиков и «пациентов», исключаящее взаимную боязнь и агрессию определённо является результатом коэволюции видов.

14. ГОРМОНЫ И ПОВЕДЕНИЕ

Поведение является результатом нервной деятельности, но находится под мощным и даже руководящим влиянием гормональной системы, которая в свою очередь испытывает действие внешних факторов через органы чувств и рецепторы внутреннего состояния организма. Включение и проявление тех или иных инстинктивных форм поведения (миграционного инстинкта, территориального поведения, комплекса поведенческих реакций связанных с питанием, размножением и т.п.) зависит от выброса гормонов в кровь и другие жидкости организма.

Всякому организму свойствен некоторый видовой набор поведенческих актов, который некоторым образом «записан» в его геноме. Если рыбе не свойственно агонистическое поведение, то оно не может быть вызвано никакими внешними или гормональными стимулами. Если рыбе не свойственно территориальное поведение, то его никак невозможно стимулировать. Невозможно склонить рыбу к ухаживанию, гнездостроению, заботе о потомстве, если это виду не свойственно. Гормоны запускают свойственное рыбам поведение. В. Хоар (Hoar, 1969, 1970, 1976) предложил схему гормонального управления поведением для проходных рыб со сложным нерестовым поведением и заботой о потомстве (на примере трёхиглой колюшки и проходных лососей). Определяющими элементами в данной схеме являются генетические паттерны и влияния среды обитания (абиотические, гидрологические факторы и биотические определяемые как состоянием организма, так особями своего вида). Внешняя и внутренняя среда через органы чувств и рецепторы состояния организма влияют на аналитические и командные структуры мозга. В непосредственной связи с нервными структурами головного мозга находятся важнейшие железы внутренней секреции – эпифиз и гипофиз. Гормональная секреция эпифиза руководит сезонными циклами физиологической активности. Гипофиз – сложная железа, выделяющая в частности тиреотропный гормон (ТГ), который активизирует тиреоид (у человека это щитовидная железа). ТГ вызывает вместе с морфологическими изменениями организма – метаморфоз у камбал, смолтификацию у проходных лососей, вызывает кардинальные изменения в поведении. Камбалы после метаморфоза переходят от пелагического образа жизни к донному. У проходных лососей вместе со смолтификацией появляется тяга к катадромной миграции. Территориальные,

агрессивные друг к другу мальки сёмги, кижуча, симы поднимаются в толщу воды, сбиваются в стаи, при спугивании не затаиваются и уходят вниз по течению, а не вверх как до смолтификации. Показана связь запечатления особенностей «родного» водоёма с повышенной активностью тиреоида. Гипофиз выделяет также лютеотропный гормон (ЛГ), который вызывает территориальное поведение. Кроме того, гипофиз выделяет гонадотропные гормоны (ГТГ), активизирующие гормональную активность интерстициальной ткани половых желёз и адренокортикотропные гормоны (АКТГ), вызывающие выделение стрессорных гормонов – адреналина и кортикоидов. Эти гормоны представляют собой мобилизующие агенты. Установлена повышенная концентрация кортикоидов в крови доминантных особей. Половые гормоны гонад (андрогены и эстрогены) вызывают специфическое, свойственное полу поведение – сексуальное влечение, ухаживание, гнездостроение, нерест, забота о потомстве. Динамика концентрации тиреоидного гормона в крови покатинок дальневосточных лососей имеет отношение к формированию домашнего инстинкта (Westley, Quinn, Dittman, 2013). Имплантация андрогена блокирует скат в море неполовозрелых смолтов сёмги (Berglund et. al., 1994).

Резкие изменения жизненных обстоятельств (нападение, гидрологические воздействия) являются стрессорами и вызывают стресс – активизацию защитных реакций (физическую активность, мобилизацию энергетических запасов). Степень агрессивности и проявление доминантности рыб в иерархических «коллективах» связана с активностью интерреналовой ткани (у теплокровных животных кора надпочечников), выделяющей в кровь адреналин и другие стрессорные гормоны (Noakes, Leaserland, 1977). Покатная и резидентная молодь плотвы отличаются содержанием в теле катехоламинов. Содержание дофамина у резидентов 1,11-1,36, у мигрантов 1,41-1,66 мкг/г (Павлов, Лупандин, Костин, 2005). У арктического гольца содержание в крови кортизола коррелирует с наблюдаемой подвижностью (Backstrom et al., 2014). Нейропептиды вырабатываемые пищеварительной системой, в частности холецистокинин, вызывает ощущение сытости, проявление умиротворения и успокоения.

Искусственное введение гормонов вызывает соответствующие поведенческие реакции. При исследовании воздействия на карасей инъекций эндорфина и его антагониста было установлено дозозависимое влияние на время составления, сплоченность и время пребывания в стае. Отмечена суточная опиоидная активность, связанная с пищедобывательной деятельностью и защитным поведением (Cavaliers, 1981). Специфическое нерестовое поведение у самцов колюшки при введении андрогена наблюдается даже в случае ампутации семенников (Hoar, 1970). Инъекции серотонина заметно влияют на термопреферендум и пищевую активность мальков карпа (Горина и др., 2014), а гормон роста увеличивает терпимость к высокой температуре у кижуча (Chen et al., 2015).

15. КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ОБ ОБРАЗЕ ЖИЗНИ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ

ТРЕСКООБРАЗНЫЕ

Рыбы отряда Gadiformes – важнейшие объекты морского рыбного промысла в бореальных и полярных водах. Среди тресковых есть донные, придонно-пелагические и пелагические рыбы. Могут наблюдаться как одиночные, так и в виде скоплений, есть и стайные. При нересте образуют скопления и демонстрируют специфическое поведение.

Минтай (*Teragra chalcogramma*) является «объектом № 1» российского рыбного промысла, широко распространен в северной части Тихого океана: в Японском (к северу от Кореи), Охотском и Беринговом морях, вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки к югу до зал. Монтерей (рис.15.1). В пределах ареала выделяется ряд районов с повышенной численностью минтая, в которых отмечены нерестилища и места нагула отдельных стад.

Минтай ведет придонно-пелагический образ жизни, образуя скопления в широком диапазоне глубин – от поверхности до 1280 м, в т.ч. над большими глубинами в открытом море (до 3 км). Обитает в широком диапазоне температур от –1,8 до 12-14 °С (Шунтов и др., 1993).

Нерест происходит в зимнее, холодное время – в основном с декабря по апрель, но может захватывать и лето. В это время образуются мощные промысловые скопления. Нерест минтая может происходить на разных глубинах. На глубоких местах морей описан нерест на глубине до 300 м. Над свалом (100-200 м) нерест может отмечаться на глубине 50-100 м. В районе мелководий (50-180 м) нерестующие особи могут наблюдаться поблизости от поверхности. По-видимому в глубоких местах для нереста производители могут подниматься от дна «вполводы». Глубинные, в подводных каньонах нерестилища обнаружены в районе Авачинского залива (Восточная Камчатка).

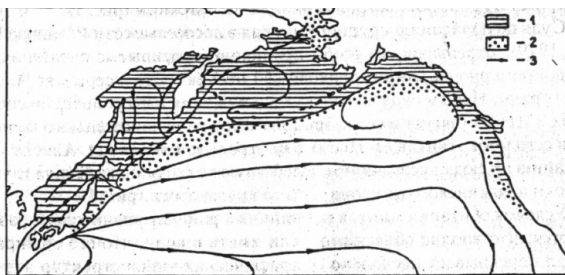


Рис. 15.1. Ареал минтая. 1 – постоянное обитание, 2 – места временных уловов, 3 – господствующие направления течений

Нерест происходит в горизонте зимней гомотермии при температуре близкой к нулю. При нересте наблюдается специфическое поведение. Разгар нереста в разных районах приходится на разные календарные даты (Фадеев, 2006, Антонов, 2011, Ким Сен Ток, 2014): Вулканный залив – декабрь - март; р-н Дото – январь - март; зал. Косатка, зал. Простор (СЗ о. Кунашир), зал. Анива (Южный Сахалин) – март - апрель; Кунаширский пролив – февраль - март; зал. Терпения (восточный Сахалин – апрель - май; СВ Сахалин – май - июнь; заливы Карагинский, Олюторский (СВ Камчатка) – май; заливы Кроноцкий, Авачинский (ЮВ Камчатка) – апрель - май.

Икра, а затем и личинки являются элементом ихтиопланктона и распределяются течениями в области крупномасштабных круговоротов. Личинки и мальки в апреле (12-32 мм) совершают суточные вертикальные миграции – днём 40-80 м, ночью 20-50 м при глубине термоклина 20-40 м (Itaya et al., 2014). 6-месячные сеголетки (8,5-9,9 см) в заливе Аляска обитают на глубинах 40-120 м, годовики (19-24 см) обнаружены в слое 60-80 м, двухгодовики (24-32 см) по большей части глубже 100 м. В Охотском море наибольшие концентрации сеголеток (до 10 см) весной наблюдались на глубине 110-150 м, особи длиной 11-20 см на 170-200 м, 21-30 см – 270-310 м, половозрелые рыбы имели широкий глубинный диапазон распределения в связи с нагулом и нерестовыми явлениями. В пелагиали скопления минтая связаны с сезонным положением термоклина. В относительно холодные годы распространение рыб смещается ко дну и от берега (Фигуркин, Николаев, 2013).

Нагульные скопления рыб промыслового размера в северо-западной части Берингова моря обычно избегают отрицательных температур, но небольшая часть минтая может обнаруживаться и при температуре ниже 0 °С вблизи фронтальных гидрологических зон с богатым развитием зоопланктона (Кузнецов и др., 2013). Активный нерест происходит в восточной части моря. После нереста большая часть молоди и половозрелых особей нагуливается в СЗ акваториях, избегая особенно низких температур. Наблюдается три типа нерестилищ минтая в Беринговом море: 1) на материковом шельфе, 2) на островных шельфах, 3) глубоководные (приалеутские) над глубинами 350-500 м. Основная масса сеголеток южной части Анадырского залива заносится течениями с американского шельфа. При тралово-акустических исследованиях обнаружено, что пелагические скопления сеголетков с утра опускаются ко дну. Ночью они рассеяны в широком глубинном диапазоне 15-60 м. Суточное распределение минтая по глубине зависит от выраженности термоклина. В южной части залива, где явно выражен термоклин, старше-возрастные особи обитают под ним, молодь находится выше термоклина в слое 10-40 м и не совершает значительных вертикальных перемещений. Ночью рыбы держатся рассеянно, днём более компактно.

В Охотском море наблюдается два основных центра воспроизводства минтая – воды Западной Камчатки, включая зал. Шелихова и северо-охотоморские воды, в меньших масштабах – в районе южных Курильских островов и незначительное – вдоль восточного побережья Сахалина

(Авдеев, Овсянников, 2006). По данным Н.П. Антонова (2011) осенью происходит перераспределение минтая из прибрежных районов восточной части моря в глубоководные районы, пересекающие по диагонали Охотское море от банки Кошеварова на севере до желоба Лебеда на юге. Основная масса сеголеток концентрируется у западного побережья Камчатки от Первого Курильского пролива до залива Шелихова и вдоль восточного побережья Сахалина (Темных, 1990). В декабре-январе скопления минтая располагаются на значительной площади в границах 144-1560 в.д. в северо-центральной части моря и в зал. Шелихова до 58-59°с.ш. на юг – вдоль западного побережья Камчатки. В конце января-феврале начинается преднерестовая миграция минтая из глубоководных районов в прибрежные районы. Нерестилище восточно-охотоморского стада занимает весь западно-камчатский шельф, начиная от банки Лебеда на юге – до северных отрогов впадины ТИНРО на севере. Из донных и глубинных скоплений производители минтая ночью поднимаются на горизонты 40-50 м. Пик икрометания приходится на конец марта-начало апреля. Сроки нереста минтая в Западно-Камчатском районе изменяются по годам, что в первую очередь, зависит от температуры воды в районах размножения. В нерестовых скоплениях встречаются и неполовозрелые рыбы, но их доля невелика. Молодь зимой и весной обитает обычно глубже взрослого минтая, летом она мигрирует на шельф. В течение суток минтай может менять глубину обитания на сотни метров – от придонных до поверхностных слоев.

Минтай южно-курильской группировки нерестится на охотоморской стороне архипелага в зал. Простор (о. Итуруп) и в области Кунаширского пролива. Производители подходят к местам нереста с тихоокеанской стороны островов через проливы. После нереста рыбы уходят на тихоокеанскую сторону для нагула. Молодь в возрасте 1-3 лет ловится почти исключительно в океанских водах. Между северо-курильскими и южно-курильскими скоплениями наблюдается заметный разрыв.

Хоккайдоский минтай нерестует у м. Сиретоко и в р-не Абасири. Летом и осенью минтай расселен на обширных акваториях, над глубинными котловинами. Над Курильской котловиной нагуливается преимущественно минтай южных популяций. Нагульные группировки обнаруживаются в заливах Анива и Терпения. В пр. Нэмуру нерестовые скопления наблюдаются в относительно тёплом слое модифицированного течения Соя на глубине 140-440 м при температуре постепенно понижающейся от 2-5 до 0-2 °С. При нересте образуются плотные скопления в толще воды. После нереста минтай перемещается в прибрежные донные воды (Фадеев, 2006).

При подводных наблюдениях промысловых скоплений минтая отмечено пассивное поведение, хаотическая ориентация, практическое отсутствие реакции на трал. Внутри трала наблюдалась двигательная активность, выход через прорехи (Норинов, 2010, Татарников, Истомин, 2010), но это в условиях искусственного освещения для ТВ-съемки на глубине 300-515 м в придонном 35-40-метровом слое. В отсутствие освещения рыба наверняка ведет себя в трале менее активно.

Минтай – планктонофаг. Основные пищевые объекты – эвфаузииды и веслоногие рачки; существенное значение может иметь также молодь рыб, в т.ч. собственная. Среди бентоса в питании преобладают креветки.

Треска атлантическая (*Gadus morhua morhua*) широко распространена в водах Северной Атлантики от мыса Код и Бискайского залива до Гренландии, Шпицбергена, Новой Земли, юго-западной части Карского моря. Образует стада, жизнь которых связана с определёнными морскими течениями и районами нереста (рис. 15.2).

Основные нерестилища норвежско-баренцевоморской трески у Лофотенских островов. Нерест происходит в марте - апреле на глубине до 100 м. Нерест порционный – в течение нескольких недель. Самцы на нерестилищах задерживаются ещё дольше.

Медвежинско-Шпицбергенская треска распределяется главным образом под воздействием тёплой северной ветви Нордкапского течения, холодной ветви Медвежинского течения и течения Персея. Основные миграционные пути приурочены к потокам теплых течений от нерестилищ у Скандинавского побережья до западного Шпицбергена и о. Надежды. В апреле - мае при возникновении стратификации водных масс начинается нагульная миграция на север, окраин распределения достигает в августе - сентябре. При охлаждении в октябре-декабре начинается отход в юго-западном направлении к местам зимовки и нереста. Миграция молоди с мелководий на места зимовки связана с зимним охлаждением (Педченко и др., 2005). Отнерестившиеся особи уходят к местам нагула. Икра и личинки уносятся течениями на СВ. Молодь в толще воды питается калянусом. В сентябре мальки достигают восточных районов Баренцева моря и переходят к придонному образу жизни. Первые два года молодь держатся стайками в прибрежье питаюсь донными беспозвоночными. Трёхлетки (37-40 см) совершают значительные перемеще-

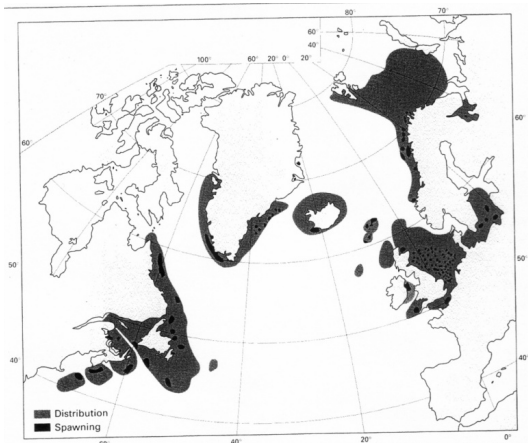


Рис. 15.2. Ареал атлантической трески и нерестилища (Beverton, 2002)

ния – летом по течению на север, зимой против течения на юг. С возрастом дальность миграций увеличивается, треска становится хищником (молодь сельди, мойва, сайка, собственная молодь), а также потребляет ракообразных и донную фауну. В возрасте 8-10 лет (около 85 см) готовая к нересту треска совершает дальние нерестовые и нагульные миграции – за 5-6 мес перемещается на 1,5 тыс. км со скоростью 7-8 км в сутки.

Среди атлантической трески имеются также немигрирующие формы, а среди мигрирующей – перемещающиеся в разных направлениях и на разные расстояния, как полагают по причине наследственной предрасположенности (Huntingford, Hunter, Braithwaite, 2012). Макеенко с сотр. (2014) обнаружили, что ранняя молодь баренцевоморской трески однообразна по соотношению в популяции одного из генов-маркеров, но после распределения по глубинам обитания это соотношение серьёзно изменяется по-видимому в результате естественного отбора.

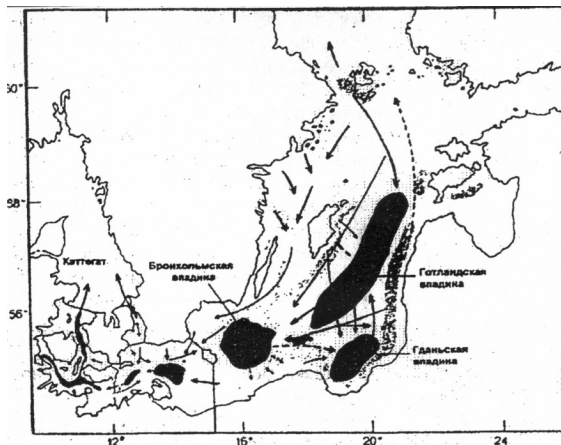


Рис. 15.3. Основные нерестилища и миграции балтийской трески

Треска беломорская (*G. morhua marisalbi*) – подвид атлантической трески приспособленный к жизни в опресненных водах. Больших миграций не совершает. Перемещается в связи с нагулом, зимовкой, нерестом. Нерест весенний на глубинах 9-20 м. При нагуле в зарослях и на песчаных равнинах может держаться поодиночке, на открытой литорали может образовывать многочисленные скопления. А.Д. Моченом (1987) беломорская треска рассмотрена как компонент прибрежного сообщества. Рыбы младших возрастов (до 3-4 лет) круглогодично встречаются на прибрежных мелководьях. Старшие держатся глубже на «коргах» поросших водорослями. Летом треска интенсивно питается на мелководьях. В поисках добычи (бокоплавы, мизиды, рыба) совершает прибрежные кочевки. Может быть встречена во всех типах прибрежных биотопов: на илистой литорали, в гуще фукоидов, в сублиторальных зарослях ламинарии, на приглублых песчаных участках. Одиночные особи в зарослях демонстрируют элементы затаивания, постоянно находятся у дна, при спугивании покидают место обитания.

Треска балтийская (*G. morhua callarias*) обитает в опресненном Балтийском море. Нерест начинается в марте в глубоководных впадинах – Гданьской, Борнхольмской на глубинах 70-160 м и продолжается всё лето при солёности не ниже 11‰ и температуре 3-7,5 °С. Зимовка происходит вблизи нерестилищ (рис. 15.3). Нагульные миграции невелики. Питается морскими тараканами, полихетами, моллюсками, при значительных размерах хищничает (корюшка, песчанка, салака, шпрот). Вслед за нерестовой корюшкой и салакой подходит к берегам. Личинки держатся в толще воды на горизонтах 50-145 м питаются коловратками, достигнув длины 5,5-7 мм питаются науплиями копепода в

горизонте 0-20 м. Молодь длиной несколько сантиметров питается мизидами, полихетами и бокоплавами. Молодь длиной 15-20 см начинает потреблять морских тараканов. Рыба в желудках с раннего возраста, но у старших становится главным объектом. Треска – закрытопузырная рыба и быстрых значительных вертикальных миграций совершать не может. В траловых уловах много рыб с баротравмами (Скорняков, 1958).

Треска тихоокеанская (*G. macrocephalus*) широко распространена в северной части Тихого океана от Берингова пролива до Орегона по Американскому шельфу и до Желтого моря по азиатскому берегу (рис. 15.4). Ведет придонно-пелагический образ жизни в широком диапазоне глубин (0-1280 м), совершая иногда миграции на расстояние 300 миль и более. Зимой образует скопления на глубинах 300-600 м при температуре -0,5 – +2,3 °С. В апреле - мае после нереста выходит на нагул к кромке шельфа (100-300 м), молодь встречается в прибрежье на глубине менее 100 м. Осенью мигрирует на зимовку. Размножается в конце февраля - марте. Грунт нерестилищ песчаный, реже илисто-песчаный. Текущие особи трески обнаружены в марте у Южно-Восточной Камчатки на глубине 140-150 м. В нерестовых скоплениях образует кратковременные пары.

В зал. Аляска 5-7 месячные сеголетки (9-10 см) на глубинах менее 80 м, годовики (25-29 см) на глубинах 42-134 м, двухгодовики (ср. дл. 33,8 см) и трёхгодовики попадались на глубинах 46-172 м, в основном глубже 100 м (август - сентябрь, 2-10 °С). Молодь питается рыбой, ракообразными, червями и моллюсками, более крупные в основном рыбой (лососевые, сельдь, минтай, терпуги, песчанка, бычки, мойва, камбалы), а также головоногими.

В Беринговом море обитает обычно не глубже 250-300 м. Скопления летом на 30-100 м, зимой – 100-300 м, глубже заоложенного слоя при температуре воды от -0,5 до +3,6 °С, плотные скопления при 1-2,5 °С.

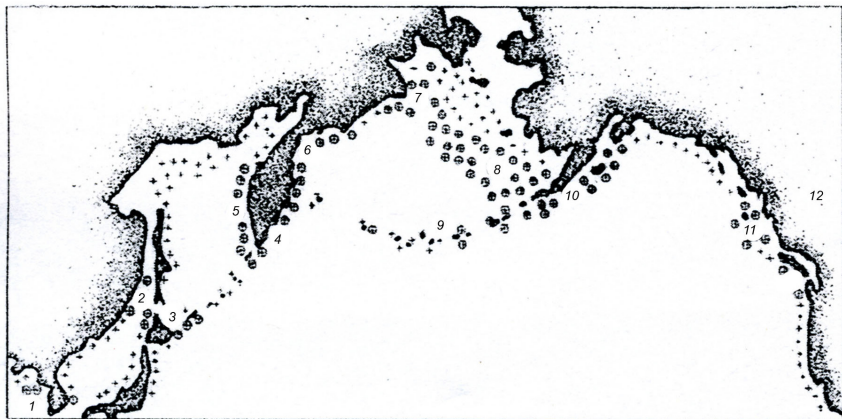


Рис. 15.4. Распространение и районы промысла тихоокеанской трески (Борец, 1997). Районы: 1 – корейский, 2 – северо-япономорский, 3 – курило-хоккайдоский, 4 – западно-камчатский, 5 – восточно-камчатский, 6 – карагинско-олюторский, 7 – анадырьско-наваринский, 8 – восточно-берингоморский, 9 – алеутский, 10 – западно-аляскинский, 11 – восточно-аляскинский, 12 – ванкуверский. Значки в кружках – высокая плотность

В Татарском проливе наблюдаются нагульные миграции в северо-южном направлении вдоль побережья со скоростью от 4 до 20 км в сутки (Савин, 2013). На местах нагула может выступать как оседлая рыба. Как хищник промыщляется ярусами с наживкой, а при ужении также на блесну.

Сайка (*Boreogadus saida*) – один из самых холодолюбивых видов тресковых рыб. Мелкая, стайная пелагическая циркумполярная рыба (до 85° с. ш.). Встречается от подлёдной поверхности до 800 м. Ареал – Чукотское, Белое, Гренландское, Баренцево (Новая земля Шпицберген, земля Франца-Иосифа), Карское, и другие моря Северного Ледовитого океана (Анциферов и др., 2013). Сезонные миграции – нерестовые на север против течения (в частности, вдоль Новой земли), на нагул после нереста по течению. Нерест при 2 °С с сентября по апрель, разгар – октябрь - декабрь вдоль Карского побережья Новой Земли и на ее баренцевоморских мелководьях в районе островов Вайгач и Колгуев, в феврале-апреле в заливах Белого моря. Л.И. Карамушко (2007) отмечает «нерест ...при отрицательной температуре». На Дальнем Востоке обитает в Чукотском море и на севере Берингова моря. В Анадырском заливе в сентябре обнаруживается эхолотом (Николаев, Кузищев, Сыроваткин, 2008) преимущественно в придонных слоях в виде плотных скоплений толщиной до 30 м. Ночью скопления менее плотные. Нерестится в пелагиали в январе - феврале (Булатов, 1994). Питается креветками, копеподами и эвфаузидами. Молодь питается личинками ракообразных (Ефимкин, 2013).

Пикша (*Melanogrammus aeglefinus*) – стайная придонная рыба. Обитает в бореальных водах Атлантики – Северная Европа, Северная Америка, Исландия, Норвежское и Баренцево моря. Избегает опреснений. Редко выходит за пределы материковой отмели. Совершает длительные нерестовые и нагульные миграции. Нерестовая миграция начинается за 5-6 мес. до икрометания у берегов Исландии, Шотландии, Новой Англии, Новой Шотландии, Юго-Западной Норвегии. Нерест в апреле-июне в придонных слоях. Личинки пелагические. Молодь до 1 года обитает в толще воды. Мальки могут скрываться под куполом медузы. Неполовозрелая встречается до глубин 200 м, крупная – до 600 м. Питание: бентос (черви, ракообразные, иглокожие, моллюски), икра и мелкие рыбы.

Сайда (*Polachias virens*) – стайная пелагическая рыба широко распространённая в Сев. Атлантике. Весной мигрирует далеко на север, зимой на юг. Стаи молоди не встречаются вдали от берега. Во взрослом состоянии – хищник (мелкая сельдь, песчанка, мойва). Нерест в пелагиали весной при 5-10 °С.

Навага атлантическая (*Eleginus navaga*) встречается от Белого моря до Обской губы на небольших глубинах. Зимой массами подходит к берегу, с приливными течениями заходит в низовья рек. Нерест в декабре - январе подо льдом на глубине 8-11 м в проливах между островами, в местах с сильным течением на заиленных и песчаных грунтах. При нересте специфическое поведение. Питание – рачки, бокоплавы, молодь рыб. При подводных наблюдениях (Мочек, 1987) отмечается высокая подвижность – за 5 мин могли проплыть до нескольких со-

тен метров (обычно 25 м). Придонная охота поодиночке. При питании планктоном наблюдаются скопления наваги до 20 особей. Однако, в скоплениях согласованных маневров не наблюдается.

Навага дальневосточная (*E. gracilis*) – донная прибрежная холодноводная рыба с дискретным, прерывистым распространением от севера Берингова моря до Уссурийского залива Японского моря на юге (Ким, 2012). Наиболее плотные концентрации при нересте в декабре - феврале в распресненных впадением рек акваториях на глубине 2-12 м при температуре от -1,6 до +1,2 °С. С середины февраля прежде чем рассредоточиться на более мористых участках – на 7-10 дней заходит в реки на 1-2,5 км. После нереста распределяется в прибрежных бухтах на глубинах 18-20 м. С прогревом прибрежных вод в конце мая - июне уходит в открытую часть заливов на нагул. Летом в июле - августе при придонной температуре прибрежий 10-15 °С уходит на глубины 100 м и более. У Западной Камчатки в июне при 6-8 °С составляет до 15% биомассы промысловых рыб, в августе при 10-13 °С пропадает из уловов (Климов и др., 2014). В конце октября - сентябре снова появляется в открытых водах заливов. В ноябре по мере охлаждения воды приходит на мелководья. Личинки пелагические. Молодь постоянно обитает в прибрежьях. На Камчатке нерест происходит в самое холодное время года – с конца декабря по февраль при отрицательных температурах воды (Антонов, 2011). В восточной части Берингова моря нерест в декабре - феврале при -1 – -1,8 °С. «Как правило личинки и мальки поселяются под куполом медуз *Cyanea capulata* с диаметром 5-30 см» (Елур, Баланов, 2015 стр. 400). В апреле начинает откочевывать от берега не выходя за пределы бухт. В разгар лета покидает заливы образуя нагульные концентрации. Промысел снюрреводами, ставными неводами, вентерями (зимой со льда). Эффективен подледный лов на блесну – ловятся в основном самцы. В Олюторском и Карагинском заливах Берингова моря максимальные концентрации в прибрежье в октябре - декабре, минимальные в феврале - апреле (Золотов, Терентьев, Спирин, 2013).

Путассу (*Micromesistius poutassu*) – стайная пелагическая рыба. Обитает от северо-запада Средиземного моря до западной части Баренцева моря, у Южной Гренландии, Новой Шотландии, Большой Ньюфаундлендской банки, в пелагиали над глубинами 169-3000 м на глубине 30-400 м. Встречается как в пелагиали так и у дна на глубинах 180-400 м в связи со скоплением зоопланктона. Днём верхняя часть скопления находится на глубине 30-60 м, ночью – 20-40 м. В летнее время скопления смещаются к северу, летом – к югу. Плотные нерестовые скопления в южной части ареала на глубине 360 м и глубже при 8-19 °С в феврале - июне. Питание – планктон, мальки светящихся анчоусов, сельди (Кудрин, Лебедев, 1979).

Южная путассу (*M. australis*) ловится на Патагонском шельфе от Ла-Платы до Ориноко, Новозеландское плато. В антарктических водах – у поверхности при 1-5 °С, на Патагонском шельфе в придонных слоях при 6-8 °С. Основные нерестилища у Фолкленд. Питается в основном эвфаузидами.

Хеки или мерлузы (*Merlucius* spp) – стайные, неритические, в основном придонные, но поднимающиеся в промежуточные слои. Совершают сезонные миграции. Могут уходить на 200 миль от берега. Нерест летом в пелагиали. Несколько сходных видов в Атлантике и Тихоокеане: серебристая, капская, оregonская, аргентинская, чилийская, новозеландская (рис. 15.5). Капская мерлуза промыслового размера у Юго-Западной Африки обитает на глубине 200-600 м (Пшеничный, Асоров, 1971). Мерлуза обыкновенная (*Merluccius merluccius*) – у ЮЗ Африки на больших глубинах. Ю.К. Ермаков и М.А. Степаненко (1991) описали суточный ритм вертикальных миграций оregonской мерлузы. В ночное время скопления сосредоточивались у поверхности. С 06 до 18 час плотные скопления наблюдались на глубине 100-200 м, кстати, в области низкого содержания кислорода (1-3 мг/л).

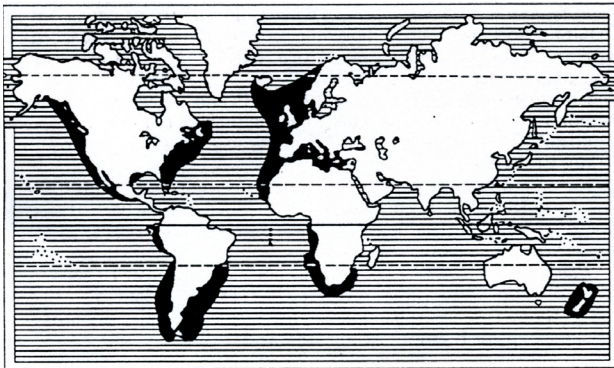


Рис. 15.5. Распространение мерлуз в мировом океане (Микулин, 2003)

Макрурусы (роды *Macrourus*, *Albatrossia*, *Coryphænoideus*) – глубоководные рыбы Атлантики и Тихоокеана. Обитают на глубинах более 150 м при 2,5-4,5 °С. В районе Серединного Атлантического хребта скопления тупорылого макруруса (*Coryphaenoides rupestris*) обычно располагаются над вершинами и вдоль склонов глубоководных банок на глубинах 500-1500 м. При траловом облове поведение пассивное, крупноячеистые крылья трала не стоняют рыбу в зону залавливания, макрурусы «проваливаются» сквозь ячею (Коротков, Якимовец, 1985). Питаются придонными и пелагическими ракообразными (бокоплавы, креветки, темисты, калыанус), мелкой пелагической рыбой, кальмарами, а также донными обитателями (осьминог). Совершают суточные вертикальные миграции в связи с миграциями планктона.

В восточной Частии Берингова моря личинки обнаружены на глубинах 1000 м (Булатов, 1994). Нерест приурочен к летнему времени и происходит в непосредственной близости от дна на больших глубинах. Крупная икра всплывает, личинки обитают в толще воды.

Налим (*Lota lota*) – пресноводная холодолюбивая, донная, хищная, одиночная рыба северной Европы, Азии и Америки. Выходит в опресненные участки морей при солёности до 12‰ (Балтика, губы Енисея, Оби). Предпочитает холодные чистые водоёмы с каменистым иловатым дном и ключевой водой. Летом при температуре выше 10-15 °С становится вялым, прячется в норы, ямы, под коряги, очень мало питается. С наступлением

ем осени и понижением температуры становится активным, нагуливается перед нерестом. Питается преимущественно ночью ориентируясь при помощи обонятельной и тактильной чувствительности – в первый месяц жизни зоопланктоном, со 2-го месяца зообентосом, с годовалого возраста при длине 12-15 см в рационе появляется рыба, с 3-4-летнего возраста – исключительно рыба. С наступлением зимних холодов заходит в мелкие реки для нереста в местах впадения ручьев. Нерест сразу после ледостава при температуре около 0 °C на галечном и песчаном грунте на глубине 0,5-3 м. Ранняя молодь перебирается к береговым зарослям.

КАМБАЛЫ

Рыбы семейства Pleuronectidae – важные промысловые рыбы российского рыболовства. На Дальнем Востоке, на Баренцевом, Белом морях холодноводные виды, нередко обитающие при отрицательных температурах. На Балтике и Черноморье – относительно тепловодные виды. Распространение камбал приурочено к прибрежным шельфовым акваториям. Летом они обитают на мелководьях, на зимовку откочевывают в «промежуточный тёплый (2-3 °C) слой». Нерест может происходить в зимний, весенний или летний период. Нерестовое поведение по-видимому простое. Икра может быть донной, клейкой или пелагической, но в поверхностном ихтиопланктоне встречается как правило только икра (Елур, Баланов, 2015). Симметричные личинки ведут пелагический образ жизни питаясь планктоном. После метаморфоза мальки становятся ассиметричными донными. Во время личиночного периода они должны быть вынесены на мелководье – на больших глубинах они не выживают. Взрослые камбалообразные могут временно отрываться от дна для питания nektonом.

Кроме морских камбал имеются виды обитающие при солёности пониженной по сравнению с океанической. Азово-черноморские камбалы постоянно обитают при солёности вдвое ниже океанической (ромб, *Scophthalmus rhombus*, калкан *Psetta maxima maeotica*, камбала-гlossа *Pleuronectes flesus*). Камбалы Балтийского моря (европейская речная камбала *P. flesus*, обыкновенная лиманда *Limanda limanda*) живут и размножаются при ещё более низкой солёности. В реки довольно высоко поднимаются полярная камбала, речная камбала, дальневосточная звездчатая камбала, черноморский калкан, камбала-гlossа.

Меченые камбалы вылавливались в радиусе 90-130 км от места мечения, скорость сезонных перемещений составляет несколько сотен метров в сутки. (Полутов, Пашкеев, 1967).

Из двух десятков видов **дальневосточных камбал** наиболее многочисленными (промысловыми) является несколько видов (желтопёрая *Limanda aspera*, желтобрюхая *Platessa quadrituberculat*, северная палтусовидная *Hippoglassoides elassodon*, звездчатая *Platichthys stellatus*). Для них характерно летнее обитание у побережья, на шельфе и зимовальные миграции на свал материковой отмели (рис. 15.6). Там, где шельф шире, там и площадь ареала больше. В разных районах тихоокеанского шельфа России преобладающими в промысле являются разные виды.



Рис. 15.6. Распространение дальневосточных камбал по районам шельфа и свала (Дьяков, 2011)

В южной части бассейна (северная часть Японского моря, юг Охотского моря) – основные места обитания колючей (*Acantopsetta nadeshnyi*), белобрюхой (*Lepidopsetta mochigarei*), южной палтусовидной (*H. Dubius*), осторылой, длинной, японской лиманды. В северных районах (северное Охотоморье, восточная и западная Камчатка, север Берингова моря) – места нереста и нагула двухлинейной (*Lepidopsetta bilineata*), узкозубой и северной палтусовидных (*H. elassodon*), хоботной (*L. proboscidea*). Широко распространены звёздчатая (*P. stellata*), сахалинская (*L. sakhalinensis*), желтобрюхая (*P. quadrituberculata*). Нерест большинства видов (желтопёрая, желтобрюхая и звездчатая) приурочен к весеннему и летнему времени в прибрежье (Фадеев, 1987, Орлов, Токранов, 2014). Примером зимненерестующей является южная двухлинейная камбала, которая в отличие от большинства других видов откладывает клейкую икру на дно. Палтусовидная камбала обитает глубже других видов.

В Атлантическом бассейне обитают другие виды камбал, многие из которых являются аналогами дальневосточных видов.

Речная камбала (*Platichthys flesus* – бореальный европейский вид образует много местных подвидов от Азовского до Белого морей. Заходит в реки. Нерест в море при 2-10 °С на глубине 5-75 м. На зимовку заходит в пресную воду – поднимается по р. Онега на 20 км (Шерстков, Сковородько, 2005).

Морская камбала (*Pleuronectes platessa*) – бореальный европейский вид обитает в южной части Баренцева моря. Совершает ежегодные миграции от побережья Мурмана в восточные и центральные районы Баренцева моря. Встречается при -1 – +7 °С. В темное время поднимается в толщу воды питаясь полихетами, днём у дна питается креветками.

Ершоватка (*Limanda limanda*) – широко распространена в северной Атлантике от Бискайского залива до Белого моря. Обитает в Белом море на глубинах 10-35 м на песчаных грунтах в местах с течением при температуре как выше, так и ниже 0 °С, избегает опреснения, больших миграций не совершает (Шерстков, 2005). Нерест в Северном море в марте - мае, в Баренцевом и Белом морях – летом, в Балтийском море в

феврале - августе в прибрежной прогреваемой полосе до 50 м при 2-9 °С. Беломорские камбалы (ершоватка, речная, полярная) весьма подвижны. Несколько процентов времени проводят поднимаясь в придонные горизонты. Камбалы – рыбы одиночные, скопления образуются при одинаковой мотивации (нагул, зимовка), а также при нересте. С приливом выходят на отмель, с отливом отходят от берега (Мочек, 1987).

Полярная камбала (*Liopsetta glacialis*) – арктический циркумполярный вид. Летом нагуливается у берегов. Переносит опреснение, заходит в устья рек (Печера, Енисей, Лена). Зимой откочевывает не очень далеко – при нулевых температурах. Предпочитает илистые грунты – зарывшись подкарауливает мелких рыб. Во время нереста сельди поедает икру. Основная пища – мелкие двусторки, ракообразные, черви. Нерест во второй половине января. Икра пелагическая (Фукс, 2013)

Камбала-гlossa (*Platichthys flesus*) – широко распространена от Белого моря до Средиземного. В Черном и Азовском морях это эвригалинная рыба заходящая в Днепр, Дон, Дунай. Нерестится в солоноватой воде (не ниже 10‰) в январе - марте.

Тюрбо, большой ромб (*Psetta maxima* = *Scophthalmus maximus*) обитает в Средиземном море, Атлантике, встречается в Черном и Балтийском морях, обычно не глубже 100 м.

Калкан (*Scophthalmus maeoticus maeoticus* = *Psetta maeotica*) в Черном и Азовском морях, заходит в устья рек. Ночной одиночный хищник, поднимается для охоты в водную толщу. Нерест в начале весны и до июня на глубине 30-70 м при 8-12 °С. Молодь обитает на мелководье. 1-я зимовка на глубине 20-30 м, вторая на 40-50 м, взрослые – на 110 м (Гордина, 1990).

Наиболее крупные камбаловые рыбы-палтусы пользуются особым вниманием в связи с высокой товарной ценностью.

Палтус белоко́рый атлантический (*Hippoglossus hippoglossus*) – донная хищная рыба с регулярными сезонными миграциями – летом на прибрежные мелководья, зимой – на материковый склон. Распространен в Северной Атлантике – вдоль Норвегии, у Исландии, ЮЗ Гренландии. Нерест: в Немецком море – февраль - май, в Исландии – июль - август, в Западной Гренландии – поздняя весна, в норвежских водах – декабрь - апрель на глубине 300-1100 м при температуре 5-7 °С.

Палтус белоко́рый тихоокеанский (*H. hippoglossus stenolepis*) распространен в северной части Тихого океана, в области материкового склона и шельфа Берингова моря, Алеутской гряды, западной и восточной Камчатки, океанской сторны Курил и северо-западной части Охотского моря. Вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки распространен на юг до Калифорнии. Ведет придонно-пелагический образ жизни на шельфе и материковом склоне в диапазоне глубин от поверхности до 1200 м при температуре воды от -1,0 до +11,5 °С; промысловые скопления летом образует на глубинах 30-300 м, зимой – на 200-700 м. Сезонные миграции невелики (около 100 миль) – весной к кромке шельфа и на мелководья, осенью – в верхние горизонты материкового склона. Нерест зимний – с ноября по март на глубинах 200-300 м. Икра пелагическая. Икру и личинок тече-

нием выносит на шельфовые мелководья. При длине 2,5 см происходит метаморфоз, мальки опускаются на дно и 1-3 года живут на мелководьях, затем перемещаются глубже. Личинки – планктофаги, молодь длиной до 30 см (1-3 года) поедает креветок и рыбу. У взрослых рыб в питании преобладают крабы и рыба (треска, угольная, минтай, окуни, бычки, камбалы, сельдь, песчанка, мойва), а также осьминоги и двустворчатые моллюски.

Палтус черный атлантический (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Баренцевом море ловится от Фирмаркена и Мурмана до ЮЗ Шпицбергена. Гренландский палтус нерестится в Девисовом проливе на глубинах 700-1500 м, в районе находящемся под влиянием теплых атлантических вод при 3 °C и выше зимой и ранней весной, в Баренцевом море с марта по июль. Пелагическая молодь перемещается в мелководья (18-40 м).

Палтус черный тихоокеанский (*R. hippoglossoides matsuurae*) обитает в северной части Тихого океана в Японском, Охотском и Беринговом морях; отмечен в Чукотском море; вдоль тихоокеанского побережья Японских, Курильских, Командорских и Алеутских островов, тихоокеанского побережья Северной Америки к югу до Британской Колумбии. Ведет придонно-пелагический образ жизни. Встречается в очень широком диапазоне глубин от 10 до 2000 м; молодь длиной 25-30 см обитает на шельфе, взрослые – на материковом склоне; промысловые скопления зимой образует на глубинах 600-900, летом – на 400-700 м. Нерест в Охотском море в районе восточнее банки Кашеварова, впадины ТИНРО и желоба Лебеда, в Алайдской впадине в июле - ноябре, пик нереста в сентябре-октябре. Икра пелагическая, разносится течением по шельфу, после метаморфоза личинки опускаются на дно. Молодь живет в температурном интервале от -1,8 до +6 °C, взрослые – от +0,5 до 2,5 °C. Икра и личинки от нереста в восточной части Берингова моря заселяют российские воды благодаря господствующим течениям. Активный хищник, поедающий минтая, сельдь, горбушу, ликонов, камбал, бычков, окуней, реже – осьминогов, кальмаров, креветок. С началом массового нереста (октябрь) палтус практически перестает питаться, слабо реагирует на наживку ярусов.

Палтус стрелозубый азиатский (*Atherestes evermanni*) распространен от Берингова моря до севера Хонсю, в Охотском море вдоль западной Камчатки и ЮВ Сахалина. На американском шельфе – вдоль Бристольского залива и Алеутской гряды. Во взрослом состоянии – хищник. Нерест – от начала осени до начала весны на глубине 200-300 м при 2-3 °C.

Палтус стрелозубый американский (*Atherestes stomias*) распространение несколько юго-восточнее чем у азиатского стрелозубого палтуса. Образ жизни также сходен. Загадочно малое число самцов – есть подозрение, что икру активизируют спермии азиатского вида.

Пресноводные окунеобразные

Пресноводные окунёвые (Percidae) – важные объекты рыболовства в континентальных водоёмах.

Окунь речной (*Perca fluviatilis*) – пресноводная речно-озёрная рыба (иногда до солёности 2-2,5‰). Естественное распространение Европа и

Северная Азия, в настоящее время акклиматизировался вплоть до Северной Африки и Австралии. Летом живёт при 10-22 °С, зимой – обычный объект подлёдного лова. Размножение весной при 7-8 °С. При нересте могут образовываться большие скопления. Наблюдается бурная двигательная активность. Самку преследует несколько самцов. Слизистые лентовидные кладки икры не охраняются. Молодь обитает в зарослях. Крупные – на приглубых часто закоряженных местах. Всеяден, хищник. Остаётся на зиму в прибрежье. Ловится зимой на мормышку и блесну. То есть проявляет активность и при весьма низкой температуре.

Судак (*Lucioperca lucioperca*) – ценный объект промысла в пресноводных водоёмах и опресненных участках морей. Активный хищник потребляющий мелкую рыбу. Нерестует в речных прибрежьях, образуя пары при температуре 13-20 °С. Икра откладывается на обнаженные корни, растительность и другой субстрат.

Берш (*L. volgensis*) обитает в низовьях рек бассейнов Черного, Азовского и Каспийского морей, может нагуливаться в опресненных участках. В питании большое значение имеют донные организмы и рыбы, в частности бычки. Время и место нереста как у родственного судака. Кладки икры слабо склеены слизью.

Ротан-головешка (*Percottus glenni*) – дальневосточная пресноводная донная малоподвижная рыба. Взрослые – агрессивные резиденты. Широко акклиматизирован в европейской части России. Весьма неприхотлив к условиям обитания. Размножается летом. Заботится о потомстве. Всеяден и прожорлив круглый год.

МОРСКИЕ ОКУНЕОБРАЗНЫЕ

Отряд окунеобразных (Perciformes) имеет огромное разнообразие в морских водоёмах. Многие окунеобразные имеют большое промысловое значение. Эти рыбы образуют группы весьма различающиеся не только по облику, но и по поведению.

Бычки (*Cottidae*) – по большей части донные рыбы имеющие различное промысловое значение в Азовском, Черном, Каспийском морях. Представители семейства обитают и на юге дальневосточных морей. Эвригалинные рыбы (0-30%), поднимаются по рекам, питаются бентосом, в частности молодью двусторчатых моллюсков. Обитают на глубине до 4 м. Нерест весной и летом при 18-21 °С на участках с твёрдым грунтом. Имеется много наблюдений сложного нерестового поведения черноморских бычков на мелководьях. **Бычок-песочник** (*Gobius fluviatilis*) и **Бычок-кругляк** (*G. melanostomus*) являются наиболее важными промысловыми объектами (более 90%) среди многочисленных видов бычков Каспия и Азово-Черноморья.

Дальневосточные бычки, рогатковые (*Cottidae*) в дальневосточных морях по обилию сравнимы с треской и камбалами, но добываются в основном в качестве прилова при донном траловом и ярусном промысле более ценных рыб. По биомассе сравнимы с камбаловыми. Повсеместно распространены керчаки рода *Myoxocephallus* (**многоиглый М.**

polyacanthocephalus, **яок** *M. jaok*, **бородавчатый** *M. verricosus*), **шлемоносцы** (род *Gymnacanthus*), **получешуйники** (род *Hemilepidotus*). Обитают от мелководий летом до 300 м зимой. Некоторые виды достигают размера 0,5 м и даже более и способны к хищничеству. Взрослые – малоподвижные большеротые хищники-засадчики, молодь – пелагическая. Самцы охраняют кладки икры. Нерестовые месяцы дальневосточных бычков могут приходиться на разное время года: **Настоящий получешуйный бычок** (*Hemilepidotus hemilepidotus*) – в октябре - феврале в мелководных заливах с сильным течением, **Получешуйник Гилберта** (*H. Gilberti*) – в августе, до глубины 29 м на каменистых местах, **Получешуйник белобрюхий** (*H. jordani*) в водах Камчатки и Северных Курил в летнее время обитает и нерестится в сублиторали на глубинах менее 30-40 м в зоне прибрежных рифов и сильных течений. Питается донными беспозвоночными – крабами, моллюсками, рыбами, а также икрой терпугов и икрой собственного вида, **Получешуйник-бабочка** (*Melletus papilio*) – летом в бухтах, **Шлемоносцы** (*Gimnaceus* spp) – всё лето, **Керчак чукотский** (*Myoxocephallus oxillaris*) – в сентябре, **Четырёхрогий керчак** (*M. quadricornis*) – осенью-зимой, **Керчак-скорпена** (*M. scorpius*) – зимой, **Широколобка дальневосточная** (*Megalocottus platicephalus*) – зимой на глубине до 30 м, **Крючкороги** (*Artediellichtys* spp) – лето - осень, **Бычки-кораблики** (*Nautichtys* spp) – в литоральных скоплениях мидий, **Колочий ицел** (*Icelus spiniger*) обитает в тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курил, в Беринговом море до Анадырского залива, во всей северной части Охотского моря на глубинах 30-770 м, обычно – 150-350 м на материковом склоне. В сентябре уходит на глубину. В феврале - декабре 90-700 м (от -0,45 до +3,45 °C).

Песчанки (Ammoditidae) стайные рыбы. Промысловые виды умеренных зон, а также Арктики. Привязаны к песчаному грунту без ила и гальки, где закапываются для покоя и защиты от хищников. Зимой живут на глубинах, летом подходят к берегам. Нерестуют на песке откладывая клейкую икру.

Шестиперая песчанка (*Ammodites hexapterus*) – южная граница распределения от прибрежий Хоккайдо до южной Калифорнии, северная – в Арктике от Восточно-Сибирского моря до Гудзонова пролива. Много генетически различающихся группировок (Туранов, Картавцев, 2014). Нерест в восточной части Берингова моря в ноябре - феврале на глубинах до 275 м на песчаном грунте при сильном течении. Икра донная, клейкая (Булатов, 1994). Летом в прибрежье на пустых участках без водорослей встречаются группы молоди (десятки особей) на глубине 1,5-2 м на пустых участках среди зарослей водорослей (Гусарова и др. 2012). У побережья Западной Камчатки севернее р. Большая в области глубин не более 30 м в июле составляет 87% численности и 70% биомассы промысловых рыб, в августе её доля в общих уловах снижается благодаря появлению лососей, терпуга и др. видов (Климов и др., 2014).

Клыкач (*Dissostidus masoni*) – глубоководный обитатель антарктических вод (687-2050 м). Нерест в декабре - январе (лето) в районе шельфа. Во время нереста активно питается кальмарами, рыбой

(макрурус, ледянка, серая нототения, паркетник, антимога). Самого поедает гигантский кальмар (Павлов, Бурыкин, 2013).

Бельдюговые (Zoarcidae) – холодноводные, в основном донные рыбы – от Арктики до Антарктики. На отмелях не появляются. По большей части икромечущие (ликолды, гимнелисы), но имеются и живородящие (род *Zoarces*), т.е. с внутренним оплодотворением и спариванием. У икромечущих икра очень крупная, малочисленная, клейкая. Нерест осенью и зимой. Икру прячут в частности в полость губок и даже под панцири крабов. Личинки не проходят пелагической стадии.

Ликод Солдатова (*Licodes soldatovi*) – донная глубоководная рыба. Добывается как прилов при промысле черного палтуса, трески, морских окуней у Восточного Сахалина и впадины ТИНРО на глубине 136-1005 м, максимальные уловы – 300-560 м. С августа по ноябрь – откочевка на большие глубины. Мелкие особи на больших глубинах. Приурочен к илистым грунтам. Траловые уловы во много раз меньше чем ярусные – по-видимому может зарываться в грунт. Температуры обитания от -0,8 до +3,5 °С, наибольшие уловы при 1,6-2,5 °С. Воспроизводство предположительно на материковом склоне (Бадаев 2012).

Серраниды (Serranidae) – многообразное семейство донных рыб тропических и умеренных вод, оседлые. Некоторые групперы очень крупные.

Мерроу (*Epinephelus taeniops*, *E. gigas*) – донные, одиночные, оседлые рыбы.

Черноморский каменный окунь (*Serranus scriba*) – обитатель прибрежных нагромождений камней и зарослей. Одиночный хищник.

Беспузырный окунь (*Helicolenus tristonensis*) наблюдался из подводного аппарата на глубине 220-960 м единично и небольшими группами (2-6 экз.), на грунте головой против течения. Агрессивны к светильнику и рыбам меньшим по размеру. Питание макропланктоном (Помозов, 1990).

Спаровые, морские караси, зубаны (Sparidae) – многообразные придонные стайные рыбы тёплых и умеренных вод (зубаны, пагры, таи, дорады, боопсы). В косяках заметны крупные «лидеры». Обладают пузырьём и избегают быстрых подъёмов, при испуге перемещаются по горизонтали (Пробатов, Пупышев, 1968). Среди спаровых есть хищники, планктофаги и растительноядные. Гермафродиты. В Черном море имеет промысловое значение ласкирь (*Diplodus annularis*).

Большеглазый зубан (*Dentex macrophthalmus*) у берегов Юго-Западной Африки обитает на глубинах 80-500 м при придонной температуре 11-15 °С.

Лутиановые, рифовые окуни (Lutjanidae) – многообразные придонные и пелагические рыбы тропиков и субтропиков. Бывают как одиночные, донные, территориальные, так и стайные, промысловые. Образуют нерестовые скопления. Многие обитают среди скал, водорослей и рифов, некоторые образуют скопления на плоских участках, что позволяет добывать тралом.

Рыбы-ворчуны (Pomadasyidae) – многообразные морские и солоноватоводные рыбы (пристипомы, ронки, сладкогубы), многие из которых издают «хрюкающие» звуки. Образуют промысловые скопления. Питаются донными беспозвоночными.

Луфаревые (Pomatidae) – стайные активные хищные рыбы открытых вод тёплых и умеренных вод. Образуют косяки одноразмерных особей. Нерест групповой в толще воды. Нерест летом в пелагиали. Луфарь (*Pomatomus saltatrix*) известен в Черном море. Образует большие косяки в толще воды и у поверхности. На добычу нападает стаями.

Лабриды или губановые (Labridae) – многообразные яркие рыбы, в частности черноморские зеленухи. Донные на глубинах до 20 м, территориальные, крайне агрессивные, но индивидуальные территории могут располагаться поблизости. О размножении см. раздел 9.

Султанки (Mullidae) – придонные прибрежные рыбы. Образуют небольшие стаи (10-20 особей), иногда разреженные косяки (8-10 м).

Корифены (Corphaenidae) – рыбы тёплых океанических вод. Стайные хищники – крупные – до 20 шт., мелкие до 40, но иногда – сотни. Явственный половой диморфизм, иерархия, агрессия особенно среди самцов. При нересте формируют пары. В море тяготеют к различным ориентирам – плавающим водорослям, судам.

Зубатки (Anarichadidae). *Anahichas lupus* – полосатая, *A. minor* – пятнистая, дальневосточная *A. orientalis* – донные холодноводные рыбы (от -1,5 до +11 °C). На глубинах от 20 до 650 м. В Атлантическом бассейне (Ньюфаундленд, Гренландия, Исландия, Шпицберген, Норвегия, моря Северное, Баренцево, Белое), дальневосточные моря. Одиночные рыбы обитающие в укрытиях выходят на питание моллюсками. Для нереста мигрируют на глубину. В прибрежье восточной части Берингова моря нерест в октябре-феврале. Икра донная, клейкая, откладывается в расщелинах скал и донных углублениях, охраняется. Кладки икры пятнистой зубатки обнаружены на континентальном склоне на глубине 140-240 м в летнее время при температурах в области нуля градусов. Личинки сеголетки пелагические планктофаги. Осенью сеголетки становятся донными. Взрослые питаются моллюсками и ракообразными.

Полосатая зубатка встречается по большей части на глубинах от 50 до 400 м при температуре от -1 до +9 °C. Синяя зубатка обитает преимущественно на глубинах больше 300 м при температуре от -1,5 до +5 °C. Дальневосточная зубатка (*A. ocellatus*) широко распространена в прибрежьях СЗТО на глубинах до 15 м среди скал и камней. Нерест там же в летнее время. Охраняя кладку может проявлять агрессию даже к водолазу. Питается организмами с твердыми панцирями. При смене зубов потребляет мягкотелых.

Ставриды (Carangidae) – многообразные рыбы рода *Trachurus*. Они обитают в умеренно-теплых водах южной бореали заходя в летний сезон в умеренно-холодные воды северной бореали, а также в теплых водах тропической области и в умеренно теплых водах северной нотали у берегов всех континентов (Некрасов, 1994): воды Атлантики от

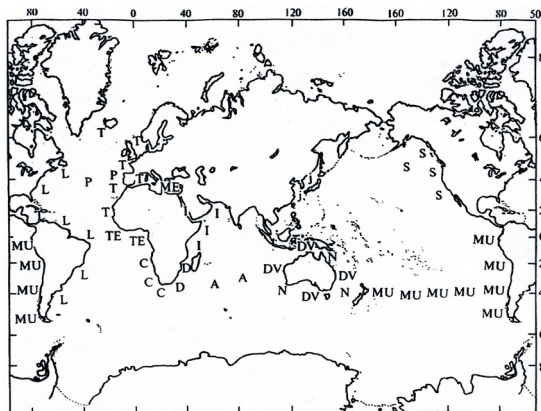


Рис. 15.7. Распространение ставрид рода *Trachurus* (Некрасов, 1994): А – *T. lathami*, N – *T. novaezelandiae*, *T. trachurus*, P – *T. picturatus*, ME – *T. mediterraneus*, TE – *T. trecae*, C – *T. capensis*, L – *T. lathami*, D – *T. deloqua*, S – *T. symmetricus*, MU – *T. murphyi*, I – *T. indicus*, DV – *T. declivis*

ЮЗ Норвегии до мыса Доброй Надежды включая Северное, Средиземное и Черное моря, Индийский океан включая Красное море и Южную Азию (рис. 15.7). В биологии и поведении ставрид имеются как общие черты, так и различия. Черноморская ставрида, подвид средиземноморской, обитает в условиях пониженной солёности и даже может появляться в слабо солёном Азовском море. Ставрида Красного моря постоянно обитает в условиях высокой солёности – порядка 38 ‰.

Ставриды ведут активный, стайный, пелагический образ жизни. Это быстрые выносливые рыбы. В дневное время успешные траления должны быть со скоростью не менее 4,5 узлов (легко уходит от трала) в 1-3 м над грунтом. В ночное время траления более успешны.

Некоторые ставриды питаются преимущественно зоопланктоном (капская, индийская, делагоа, австралийская, перуанская, селяр, десятиперая – ставриды Западной Африки), рацион других в зрелом возрасте включает также довольно крупных рыб (средиземноморская, черноморская, океаническая, обыкновенная, треке, алеева, японская, калифорнийская). Десятиперая у Западной Африки образует большие косяки (более 500 м) одноразмерных особей состоящие из более мелких групп. При испуге скопления уплотняются.

Для ставрид характерны вертикальные суточные перемещения – днём до глубин 150-400 м, ночью в верхние слои воды. В дневные часы косяки (50-100 м) ставрид Западной Африки могут плотно ложиться на грунт. В лунные ночи косяки могут оставаться у дна. Обычно в ночное время стаи рассредоточиваются в толще воды и формируют более крупные рыхлые ассоциации (Кухоренко, Комаров, 1966).

Горизонтальные перемещения связанные с изменениями океано-логических условий могут достигать сотен километров. В бореальных областях наблюдается скопление ставриды в местах зимовки. У черноморской места зимовки находятся в углублениях прибрежий южного берега Крыма, Анатолийского побережья, в Мраморном море. В Северном море зимует при температурах понижающихся до 8,5 °C. При температуре ниже 10 °C питание прекращается. Ставриды избегают вод с пониженным содержанием кислорода. В Аравийском море при подъеме

сгонными ветрами глубинных обедненных кислородом вод на шельф, ставрида уходит в благополучные в этом отношении прибрежья.

Нерестовые сезоны ставриды для видов обитающих ближе к тепловым границам распространения приходятся на холодное время, для обитающих у холодных пределов – в теплое время года (Некрасов, 1994). Температуры нереста находятся в области 15-29 °С. Океаническая ставрида нерестится в апреле - июне, черноморская – в мае - августе, средиземноморская – в мае - июле, новозеландская – в весенне-летний период, австралийская – лето - осень, калифорнийская – весной, перуанская – летом, африканская ставрида-треке – в октябре - апреле, южная-стальноголовая – в с ноября по март, перуанская – зимой, капская – круглый год. Нерест в пелагиали. Отмечаются случаи, когда во время нереста «слой» самок находится ниже самцов и всплывающая икра оплодотворяется. Мальки тяготеют к пелагическим ориентирам – медузам, крупным рыбам, плавающим предметам.

Ронка (*Caranx ronchus*) – стайная хищная рыба – нападает на добычу стаями (Пробатов, Пупышев, 1968).

Скумбрии или макрели (*Scomber* spp) – стайные пелагические рыбы. Относительно тепловодные (8-25 °С). Совершают сезонные (зимовальные, нагульные и нерестовые) протяженные миграции. Нерест в толще воды. В открытых акваториях при нагуле совершают вертикальные миграции. Питание – планктон, мелкая рыба – фильтрация и хватание. В Японском и Красном морях наблюдаются стаи скумбрии питающиеся плейстоном в дневное время у самой поверхности воды (см. рис. 7.6).

Атлантическая скумбрия (*Scomber scomber* = *Scomber colias*). Добывается во многих морях: Черное, Мраморное, Северное, воды Португалии, Исландия, Канары, Ламанш, Скагеррак, Лабрадор, Каролина (мыс Гаттерас). Зимует на глубине 150-250 м при 6-9 °С. При 2 °С гибнет. В Средиземном море преднерестовые особи в декабре - марте, готовые к нересту в январе - апреле у юга о. Майорка. Ловится кошельковыми неводами (Vascovelos et al., 2012).

Японская скумбрия (*Scomber* = *Pneumatophorus japonicas*). Зона распространения: Восточно-Китайское, Желтое, Японское, юг Охотского моря, часть Тихого океана – крайняя восточная граница – Гавайи. Относительно тепловодный вид избегающий температур ниже 10 °С. Зимовка япономорской скумбрии к югу от Цусимского пролива в водной толще, в основном на глубине 130-150 м при 12-13 °С. Весной мигрирует на север в связи с потеплением, развитием планктона и приближающимся нерестом с апреля по июнь при температурах не ниже 10 °С главным образом в прибрежье, не дальше 10 миль от берега, в заливах, бухтах и между островами. Нерест в пелагиали. Осенью уходит на юг по мере охлаждения воды. (Ким, 1957). Для скумбрий характерны типичные суточные вертикальные миграции. Скумбрия весьма активная рыба, легко разбивающаяся на мелкие подвижные стайки.

Тунцы и мечерылые (*Thunnus* spp, *Euthunnus* spp, *Katsuwonus* spp, *Auxis* spp) – крупные стайные пелагические рыбы. Теплолюбивы. Нерест в

летнее время. Совершают короткие в пределах обитания и дальние миграции вплоть до трансокеанских со скоростью до 100 км в сутки. Для тунцов характерно постоянное безостановочное плавание. А.К. Бальтерянц (1985) при наблюдении с дрейфующего судна, привлекавшего тунцов наблюдал разные типы поведения тунцов. «Комфортное поведение» не связанное с питанием, нерестом и защитой – патрулирование с постоянной умеренной скоростью, согласованные маневры стай. При охоте (анчоус, кальмар) стайные (15-40 экз.) совместные маневры, скорость 3,5 м/с, расстояние между рыбами несколько больше чем при комфортном поведении (3-5 длин тела), в ночное время – у поверхности. Нерест ночью внезапно после питания – на глубине несколько метров компактные до непосредственного контакта группировки (10-15 шт.) двигающиеся рывками с резкими изменениями направления. По окончании нереста снова образовывали охотничьи стаи. Молодь (26 см) держалась небольшими компактными стаями (несколько десятков) часто сопровождала акул. Стаи состоят из одноразмерных рыб. При миграциях стая идёт «журавлиным» строем, при питании имеет округлую форму. При миграциях наблюдается смена лидеров. В неритических районах могут наблюдаться питающиеся стаи разных видов и размеров. Стаи могут быть поверхностными – вплоть до видимости над поверхностью плавников, подповерхностными – малоподвижные в форме шара, как правило поблизости от ориентиров и ночными (Овчинников, 1985).

Скипджек, полосатый тунец (*Katsuwonus pelamis*) – некрупный (до 10 кг) океанический вид тунца. Обитатель поверхностных вод, иногда вблизи рифов. Встречается при 15-30 °С. Летом может проникать в умеренно тёплые воды. Нерест только при прогреве до 25 °С. Стаи иногда достигают десятков тысяч. Взрослые питаются небольшими объектами (рыба, кальмар). При мечении в районе Кубы обнаружено, что он не совершает миграций более 240 км.

Синий или обыкновенный тунец (*Thunnus thynnus*) – крупная (до 2 м) стайная океаническая рыба умеренно теплых, субтропических и тропических вод. Совершает сезонные миграции нагульного характера протяженностью в несколько тысяч км из Вест-Индии в Северное море, между Испанией и Норвегией, от Флориды к Норвегии, Бразилии, в Средиземное море, от Мексики и Калифорнии к Японии. Появляется у берегов.

Альбакор, длинноперый тунец (*Thunnus alalunga*). Молодые особи у поверхности, под саргассами. Взрослые не появляются у поверхности (углубление до 600 м). Совершает значительные миграции перемещаясь до 30 км в сутки в Тихом океане между Северной Америкой и Японией. Нижняя лимитирующая температура 9,5 °С.

Большеглазый тунец (*Thunnus obscurus*) – в тропических и субтропических водах всех океанов. Относительно холодолюбив (13-29 °С). Придерживается значительных глубин. Взрослые совершают регулярные ежесуточные вертикальные миграции погружаясь днём в слои 100-400 м, а ночью поднимаясь до 20-100 м в связи с питанием nektonом в пределах температур 7-30 °С (Chi et al., 2014). Молодые особи образуют плотные стаи у поверхности.

Желтоперый тунец (*Thunnus albacores*) – в тропиках (Южно-Китайское море, Гвинейский залив) при температуре не ниже 20 °С. Обычен в поверхностных слоях – не глубже 100 м. Дальних миграций не совершает. Неполовозрелые особи нагуливаются круглый год в Гвинейском заливе, затем мигрируют в воды Анголы, возвращаясь в Гвинейский залив, далее мигрируют в тропические воды Центральной Атлантики, но летом возвращаются в Гвинейский залив для нереста. Нерест может наблюдаться круглый год при 25-27 °С (Нгуен Данг Ким, Бухарин, 2014).

Мелкие тунцы (*Auxis* spp) – до 50 см. Ловятся на любом расстоянии от берегов в прогретых поверхностных водах (22-31 °С), стайные. Неритический вид *Euthunnus auxis*.

Меч-рыба (*Xiphias gladius*) – космополит тропических, умеренных, иногда холодных вод всех океанов. В Западной Атлантике от Ньюфаундленда до Аргентины. В Восточной Атлантике – Скандинавия, Британия, Франция, Испания, Африка до мыса Доброй Надежды. Открытые воды между Африкой и Америкой. Встречается в Средиземном, Черном и даже Азовском морях. Эпи- и мезо-пелагический вид. (0-150 м), эвритермный (5-27 °С). Зимой смещается в более тёплые воды. Питается обычно мелкой рыбой и кальмарами.

Парусники (Istiophoridae) – крупные рыбы открытых вод способные к большим скоростям. Копьевидный рострум для охоты не используется. Встречаются и поодиночке и стаями. Охотятся и в толще воды (на пелагических рыб) и у дна на угрей, скорпен, каракатиц. При охоте плавают медленно. Спускают рыб скрипом сочленений плавников.

СКОРПЕНООБРАЗНЫЕ

Рыбы отряда Scorpeniformes – по большей части донные, но также и пелагические рыбы с разными типами размножения.

Пинагор (*Cyclopterus lumpus*) – промысловым объектом является в Северной Атлантике, Баренцевом и Белом морях, обитает также в Балтийском море. Одиночная малоподвижная рыба. Живёт на глубинах до 400 м. Для нереста с июня по сентябрь смещается в прибрежные мелководья. Нерест приурочен к зарослям ламинарии в области слабых течений на глубинах 2-10 м и даже в зонах осушаемых при отливах. Во время нереста усиливается половой диморфизм. Самец активно и агрессивно охраняет кладки клейкой донной икры и раннюю молодь, которая приклеивается к его телу. Самки после нереста уходят на глубину. В октябре-декабре все рыбы откочевывают в открытое море в области приуроченные к районам полярных фронтов. Питается различными донными и придонными беспозвоночными, а также личинками рыб (Русяев, 2011).

Терпуги (роды *Hexagrammos*, *Pleurogrammus*) – придонные и придонно-пелагические рыбы морей Тихого океана. Летом обитают в прибрежье при 5-12 °С, где происходит их нерест. Самцы охраняют кладки икры. Молодь пелагическая. Зимой откочевывают на глубину. Питаются донными и пелагическими беспозвоночными и молодь рыб, а также во время нерестового периода в значительной мере икрой терпугов и бычков.

Северный одноперый терпуг (*P. monopterygius*) – многочисленная стайная рыба, важный объект промысла на шельфе Курил, ЮВ Камчатки, Алеутской гряды, Западной Аляски, в охотских водах Хоккайдо, в Приморье, на севере Охотского моря. Ведёт полу-пелагический образ жизни. Во время нереста (март - июнь) половозрелые самцы – донные (Золотов, Токранов, 1991). Зимой встречается до глубины 500 м, весной поднимается вверх по склону на шельф. Нерест летом и ранней осенью на прибрежных мелководьях 10-37 м. У Южных Курил самцы находятся на нерестилищах до ноября, затем присоединяются к зимующим самкам. Кладки икры – до глубин 144 м, обычно на глубине порядка 60 м в местах с высокой турбулентностью. В гнездах от 1 до 20 кладок икры разного цвета и разных стадий развития, то есть самец участвует в нересте с разными самками (Золотов, 2013). Питается пелагическими ракообразными и молодью рыб (минтай, песчанка), а также икрой терпугов и бычков.

Зайцеголовый терпуг (*H. lagocephalus*) – донная рыба. Летом на глубинах 2-30 м. Нерест в зарослях подводной растительности. Самцы охраняют кладки. Бентофаг-полифаг. Молодь (8-12 см) – в зарослях бурых водорослей между куртинами, на глубине 1,5-2 м. Взрослые летом – стайки 12-20 шт. на глубине более 3-4 м в толще воды (Гусарова и др., 2012). В зал. Аляска нерест с февраля по август (Булатов, 1994).

Восьмилинейный терпуг (*H. octogrammus*) – нерестует летом на мелководьях. Отмечены суточные вертикальные миграции.

Угольная рыба (*Anaplopoma fimbria*) считается типичным представителем вод Американского континента. Молодь у азиатских берегов встречается редко. Взрослая ловится в батибентали Берингова и Охотского морей. Нерест на глубинах 175-1450 м летом-осенью в «американских» водах. Сеголетки (20 см) обитают на глубинах менее 40 м, годовики (33-37 см) по большей части в слое 80-120 м, двухгодовики и более взрослые не встречаются в прибрежье и обитают на большей глубине.

Северный морской окунь (*Sebastes borealis*) обитает на материковом склоне в тихоокеанских водах. В прикамчатских водах держится в диапазоне глубин 180-760 м (Антонов, 2011). Живородящий вид. Массовый вымет личинок в июне - августе на глубинах 300-500 м, стало быть спаривание происходит весной.

Золотистый морской окунь (*Sebastes marinus*) – рыбы промыслового размера ловятся донными и пелагическими тралами на глубине более 200 м.

Окунь-клювач (*Sebastes mentella*) – места обитания: Ньюфаундленд, пролив Девиса, Гренландия, море Ирмингера, Фареры, Норвежское море, Шпицберген, Баренцево море. В море Ирмингера зимовка в декабре - марте, вымет личинок в апреле - мае (350-700 м), нагул в июне - августе (35-150 и 500-700 м), спаривание в сентябре-ноябре. Слабо реагируют на трал, уходят через канатную часть крыльев (Коротков, 1998). На свале Норвегии ловится на глубинах 300-700 м. Развитие распределения по вертикали 200 м и более (Planque et al., 2013).

Тихоокеанский клювач (*Sebastes alutus*) – глубины обитания 110-760 м, в основном 220-330 м. Живородящий. В заливе Аляска вымет личинок весной (Булатов, 1994). Молодь встречается на границе шельфа (150-250 м).

Аляскинский щипоцек (*Sebastolobus alascanus*) обитает на материковом склоне в тихоокеанских водах. Икрометущий вид с внутренним оплодотворением. После выклева молодь несколько месяцев в толще воды над большими глубинами, по мере роста становятся придонными.

Черный скальный окунь (*Sebastes inermis*) – отмечена охрана нерестовой территории.

Сайра

Cololabis saira – эпипелагическая стайная рыба, тихоокеанский эндемик (рис.15.8). Имеет большое промысловое значение. Редко опускается глубже 10 м, хотя при зимовке может погружаться до 50 м. Ареал в Пацифике между 20 и 55° с.ш. Нерестовый и репродуктивный ареалы разобщены. Очень протяженные миграции (до 1500 миль). Нерест при 14-25 °С почти весь год: на севере Кюсю в октябре-декабре, на траверзе Японских островов в январе - мае, в апреле у о. Хонсю. Приклеивает икру к плавающим водорослям и др. субстрату (Иванов, 1994). Нагул (0+, 1?) в субарктических водах Ойясио и Камчатско-Курильского течения. В июле - августе у Северных Курил и Камчатки (в отдельные годы до Олюторского залива). В сентябре смещение на ЮЗ – образует нагульные скопления при 6-18 °С. В октябре скопления на траверзе Хоккайдо. Скорость миграций порядка 35 км в сутки (Филатов, 2010). Ночью положительно реагирует на искусственный свет, что активно используется при промысле.

Летучие рыбы (ЕХОСОЕТИДАЕ)

Морские теплолюбивые рыбы эпипелагиали (до глубины 5 м). Обычно обитают небольшими стаями (5-6 штук), но образуют и более крупные объединения (до нескольких сотен штук). Нерестовая и нагульная части ареала разобщены (Парин, 1988). Нерест групповой – за самкой гоняется несколько самцов. Положительно реагируют на источник света. При нападении хищников вылетают из воды и планируют по прямой или изогнутой траектории (Пробатов, Пупышев, 1968).

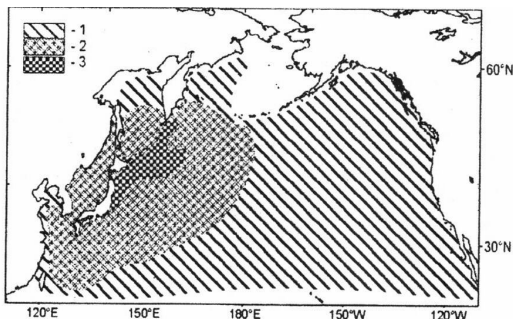


Рис. 15.8. Ареал сайры. 1- встречаемость, 2 – нерестующая у японских островов, 3. Основные районы промысла

Сельди ОКЕАНИЧЕСКИЕ

Рыбы рода *Clupea* – морские стайные планктофаги. Имеются лагунные популяции. Нерестуют в прибрежье, откладывая клейкую икру на субстрат.

Сельдь атлантическая (*Clupea harengus*) – один из важнейших промысловых видов рыболовства приатлантических стран (рис.15.9).

Нерест бывает зимне-весенний и летне-осенний в разных регионах обитания (Hela, Laevaste, 1961): Норвегия – февраль - март 3-7 °С, Северное море – август - ноябрь 6-13 °С, Каттегат – январь - июнь 4-12 °С, сентябрь - октябрь 11-13 °С, Балтийское море – апрель - июнь 6-11 °С, Балтийское море – сентябрь - октябрь 11-14 °С, Английский канал – декабрь - февраль 6-11 °С, Шотландия – февраль - март 4-7 °С, июль - сентябрь 11-12 °С, Баренцево море – февраль - июнь 0-7 °С Исландия – весна 5-9 °С, Фареры – март- апрель 3 °С, Гран Манан – осень 8-11 °С, Кейп Код – осень 12-13 °С, Ньюфаундленд – весна 8 °С. Нерест североморской сельди происходит в прибрежье на глубинах преимущественно 100 м (50-200 м). У юго-западного побережья – с февраля по март. Имеет место также осенний нерест. Зимовкой сельди можно назвать период после нагула, когда жирная сельдь перестаёт активно питаться (рис. 15.9).

Ю.В. Чуксин (1972) суммировал сведения об образе жизни сельди Северного моря. Естественное распределение североморской промысловой сельди находилось в пределах температур 6-11,5 °С при оптимальных значениях 7-8 °С. При наличии выбора зимой выбирает более тёплую воду, летом – более холодную. Способна реагировать на разницу температур в 0,2 °С. Низкие поверхностные температуры, например, наложение холодных балтийских вод на более тёплые атлантические,

ограничивают ночную вертикальную миграцию. Сельдь легко преодолевает термоградиент меньше 0,7 °С на метр, но не проходит при обычной скорости миграции температурный скачек в 2 °С на метр. Сельдь переносит солёность в пределах 32-35‰ по-видимому не оказывают прямого влияния на ее распределения. Сельдь совершает регулярные вертикальные миграции как летом, так и зимой – днём ко дну, ночью ближе к поверхности. Днём на глубине образует плотные скопления, ночью в поверхностных слоях находится в разреженных скоплениях (табл. 15.1).

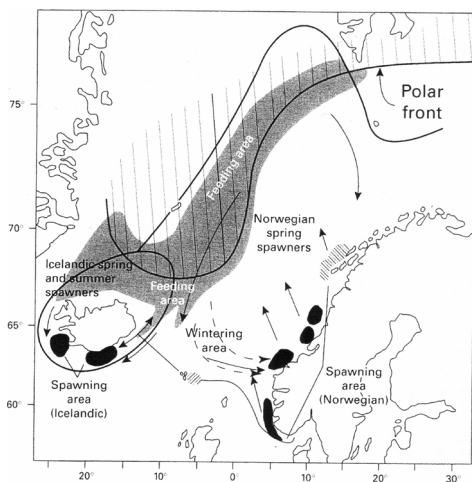


Рис. 15.9. Ареал распространения, миграции и нерестилища атлантической сельди (Beverton, 2002)

Глубина обитания североморской сельди в Норвежском желобе
в течение года (Чуксин, 1972)

Месяц	Светлое время	Темное время
Сентябрь	-	0-20
Октябрь	-	0-20
Ноябрь	-	0-70
Декабрь	-	20-50
Январь	50-200	20-70
Февраль	80-200	10-90
Март	30-200	20-90
Апрель	-	0-30
Май	-	0-30
Июнь	-	0-15

Скорость вертикальной миграции невелика – от долей см/с до нескольких см/с, заглубление обычно вдвое быстрее чем подъем. Заглубление начинается в предраусветное время – в феврале - марте в 5-7 ч утра, всплытие – в вечерние сумерки – в 17-18 ч. Высота косяков 40-90 м в светлое время, 25-60 м ночью. Варианты зависят от состояния погоды, лунных фаз. Придонная температура зимой 6-7 °С.

Исландская сельдь интенсивно питается в водах полярного фронта севернее острова. Атлантико-скандинавская сельдь нагуливается в водах полярного фронта от Исландии до Шпицбергена. На нерест она приходит к берегам Норвегии.

Сельдь балтийская или салака (*C. harengus membras*) обитает в специфических условиях Балтики – при пониженной солёности и сильном захлаживании зимой. Весенняя салака нерестится в мае - июне на глубине 5-7 м, в частности в Гданьском и Вислинском заливах при 6-12 °С (Селецкая, 1969). Осенняя салака нерестится в августе - сентябре вдали от берегов. Осенне-нерестующая западно-балтийская сельдь в Датском проливе откладывает икру на гравий и камни на глубине 5-15 м (von Dorrien et al., 1997). Весной обитает у берегов в поверхностных горизонтах. Летом при прогреве воды до 16 °С уходит в открытое море и держится средних горизонтов. В начале осени с охлаждением поверхностных вод снова поднимается к поверхности. Зимой, с сильным охлаждением уходит на глубину в придонные слои.

Сельдь тихоокеанская (*Clupea pallasii*) распространена в северной части Тихого океана. Важная промысловая рыба в Японском, Охотском и Беринговом морях, вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки к югу до Калифорнии (рис.15.10). В северной части Охотского моря нагуливаются и размножаются северо-охотоморское и гижигинско-камчатское стада. Несколько стад сахалино-хоккайдоской сельди обитают в Японском море. Своеобразные разновидности

лагунных сельдей (размножаются и зимуют в опресненных лагунах) обитают у побережья Камчатки и Сахалина.

Протяженность морских миграций сельди относительно большая (у северо-охотоморских сельдей – до 900 миль) вдоль побережий в зоне шельфа. В море взрослая сельдь населяет толщу воды от поверхности до глубины 250 м, зимует при низких, но положительных температурах (1,5–3,5 °С). Молодь распределяется на глубинах 50–200 м и может обитать при отрицательной температуре. Днем сельдь держится у дна, ночью вслед за кормовыми объектами поднимается в верхние горизонты. Открытопузырные рыбы, для которых большие вертикальные миграции безопасны. В преднерестовый период интенсивность вертикальных миграций и горизонтальных перемещений усиливается. Размножение происходит в прибрежье на глубинах 0,3–10 м; икра откладывается на ламинарии, фукусы и зостеру. При переполнении нерестилищ икра откладывается и на случайные субстраты – гальку, камни, орудия лова. Икрометание происходит в конце весны – начале лета (май – июнь) при температуре поверхности обычно не ниже 2 °С, но в отдельные годы нерест проходит среди битого льда. После нереста сельдь быстро откочевывает на нагул. Питается круглый год. Высокая интенсивность питания после нереста, низкая – зимой (планктонные ракообразные и эвфаузииды, встречаются личинки песчанки, минтая и собственного вида). Гижигинская сельдь мечет клейкую икру на нижние и средние части ламинарии, цистозиру на глубине до 15 м при 0,8–11,5 °С (Вышегородцев, 1994). Северо-охотоморская сельдь на 1-м году жизни нагуливается вблизи мест воспроизводства, расширяя по мере роста район обитания. В зимнее время молодь «по-видимому» (Горбатенко и др., 2010) не прекращает питаться и зимует отдельно от старших в нижней части шельфа. Молодь может сопровождать половозрелых в предзимовальных, зимовальных и нерестовых миграциях (Смирнов, 2014).

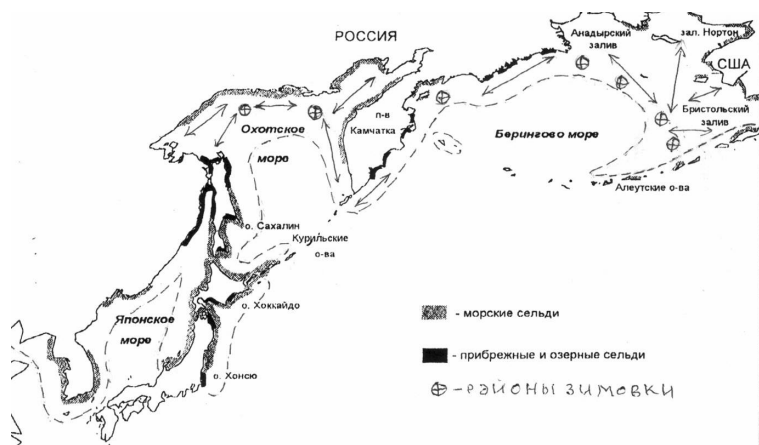


Рис. 15.10. Ареал тихоокеанской сельди (Ayushin, 1963). 1 – сахалино-хоккайдская, 2 – охотоморская, 3 – гижигинско-камчатская, 4 – корфо-карагинская, I – нерестилища, II – места нагула

Сельдь беломорская (*Clupea harengus membras nacio maris albi*) обитает в Белом море и на ЮВ Баренцева моря – Чешская губа, Печерский залив, юг Карского моря. Тяготеет к заливам и поверхностным относительно тёплым слоям холодного моря. Совершает нагульные и нерестовые миграции. Уже ранние мальки в зарослях прибрежных макрофитов образуют плотные оборонительные стаи. Взрослые во время питания донными организмами могут временно быть поодиночке. Нерестует в прибрежном мелководье с конца апреля до начала июля. Икру откладывает на растительность. После нереста быстро откочевывает. Ф.Б. Мухамедияров (1975) на основании мечения пришёл к выводу, что сельди Двинского залива не выходят за пределы залива, сельди Онежского и Кандалакшского заливов летом на нагул выходят в море, но осенью возвращаются.

Алёзы

Рыбы рода *Alosa* (род каспийских и азово-черноморских сельдей обычно называется *Caspialosa*) – проходные и солоноватоводные, стайные пелагические рыбы Каспия, Азово-Черноморья, Средиземноморья, Балтики. Каспийские сельди (пузанки, долгинка, волжская, черноспинка) после зимовки в южном и среднем Каспии весной подходят к Азербайджанскому побережью (и молодь, и половозрелые), а после половозрелые уходят на север и в реки для нереста (Месяцев, 1985). Волжская сельдь, черноспинка заходят в Волгу для нереста на течении.

Долгинская сельдь (*Alosa braschnikovi*) обитает в Каспии избегая зон сильного распреснения. Размножается весной в восточной части северного Каспия на глубине 1-2 м при 14,5-20 °С. Икра полупелагическая. Молодь быстро покидает Северный Каспий. Питание изменяется по мере роста от беспозвоночных к мелкой рыбе (бычки, килька).

Сельдь-черноспинка и волжская сельдь (*A. kessleri*, *A. kessleri volgensis*) обитают в Каспии. Для нереста черноспинка летом заходят в Волгу и Урал весьма высоко, волжская нерестится в нижнем течении и предустьевых пространствах. Во взрослом состоянии черноспинка – хищник (атерина, килька, бычки), в питании волжской сельди важен также планктон.

Черноморско-азовская морская сельдь (*A. maetotica*) – морская стайная пелагическая рыба. Нерест весной в Таганрогском заливе. Зимует и нагуливается в Черном море. Основа питания – мелкая рыба.

Черноморско-азовская проходная сельдь (*A. pontica*) – проходная стайная рыба. Для нереста при 17-20 °С летом заходит в Дон, Днепр, Днестр, Дунай. Нерест в толще воды.

Каспийский пузанок (*A. caspia caspia*) обитает в Каспии. Нерест весенний в предустьевых пространствах рек и частично в море. Массовые подходы при 10-14 °С. Икра полупелагическая. Молодь держится на отмелях. Зимует в южном Каспии. Питается планктоном.

Азовский пузанок (*A. caspia tanaica*) – нерест в р. Дон и лиманах дельты Кубани в конце апреля - мае. Нагул в Азовском море. Зимовка у кавказского побережья Черного моря.

Шпроты

Мелкие стайные пелагические планктофаги рода *Sprattus* (кильки) весьма многочисленны в Черном и Балтийском морях. Обитают в опресненных (5-20‰) морских водоёмах.

Шпрот балтийский (*Sprattus balticus*) – с конца лета до начала зимы нагуливается в тёплом слое выше термоклина (6-14 °C) на глубине 10-50 м. После захлаживания опускается в более глубокие слои (80-110 м, 2-5 °C), ограниченные снизу горизонтом залегания вод с содержанием кислорода 1 мг/л и меньше. Нерест пелагический в районе Готландской впадины в декабре - апреле в придонных горизонтах 70-100 м при 4-5 °C, весной при прогреве поверхностных вод выше 4 °C нерест может происходить у поверхности. В апреле - мае ночью поднимается в поверхностные слои, с прогревом перемещается в прибрежные участки (Селецкая, 1969А, Швецов, Градалев, Козловский, 1991). В мелководьях встречается молодь (6-9 см), в более глубоких слоях – 2-7-летки длиной 11-14,5 см (Трвидиене, Федотов, 2013).

Шпрот черноморский (*Sprattus sprattus*) – летом в Черном море держится ниже термоклина при температуре порядка 10 °C. Нерест зимой при 6-7 °C в слое 0-100 м, летом при той же температуре в слое 30-80 м (Павловская, 1952).

Сардины

Разнообразные сардины (*Sardina* spp, *Sardinops* spp, *Sardinella* spp) – морские стайные пелагические рыбы неитических акваторий. Весьма многочисленны и имеют огромное промысловое значение. Совершают суточные вертикальные миграции. Положительно реагируют на освещение в ночное время, активно питаются в концентрациях планктона у лампы.

Плоская сардинелла (*Sardinella eba*) у Западной Африки обычно обитает в виде стаяк по 30-40 экз., может образовывать стаи совместно с круглой сардинеллой, обычно привязана к побережью (глубина до 30 м), но регулярно перемещается в море. Отдельные особи могут временно удаляться от стаи и находиться в стаях ставриды и каранксов. Нерест – почти круглый год, в пелагиали в сумерки и ночью (Пробатов, Пупышев, 1968).

Круглая сардинелла (*S. aurita*) большую часть жизни проводит вблизи берега при глубинах 20-50 м и температуре 18-30 °C, там же и нерестует. При длине до 6 см образует небольшие плотные стайки в мутных прибрежных водах. Более крупная образует обширные прерывистые скопления. При нересте скопления разбиваются на отдельные группы. Как и плоская сардинелла избегает температур выше 26 °C (Шнар, Ремесло, Гулюгин, 2013).

Сардина марокканская (*Sardina pilchardus*) обитает в прибрежье, не дальше 18-25 км от берега. Нерест круглый год, пик в марте - июне.

Южноафриканская сардина (*Sardinops jetlata*) нерестится в основном осенью – в январе - феврале (южное полушарие).

Иваси (*Sardinops sagax melanosticta*) нерестится у побережья южной Японии в декабре - марте при 10-20 °C. На нагул мигрирует на

север со скоростью 20-30 км/сутки до Приморья и Сахалина. Пределы распространения на север зависят от характера меандрирования Куросио. В Российских водах в промысловых количествах ловилась в 30-е и 70-80-е годы XX века. С 2014 г снова появилась в районе российского дальневосточного промысла.

Анчоусы

Анчоусы (*Engraulis* spp и другие роды) – стайные пелагические планктофаги. Обитают в океанических и в солоноватых водах (черноморская и азовская хамса).

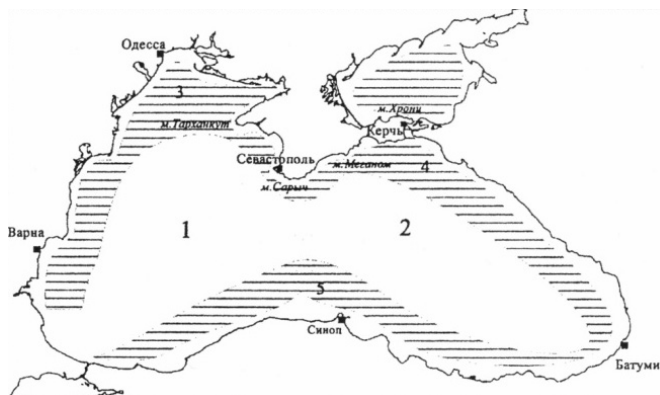


Рис. 15.11. Ареал нагула азово-черноморской хамсы. 1, 2 – черноморская хамса, 3 – азовская хамса (Зуев, 2014)

Азово-черноморская хамса (*E. encrasicolus*) образует формы открытого моря (черноморская) и прибрежные (азовская) различающиеся генетически, морфологически и по поведению (рис. 15.11. Зуев, 2014). Черноморская форма обитает по всей акватории Черного моря в открытом море и у берегов. Днём стаи отходят мористее. По мере захлаживания вод формирует стаи в верхних горизонтах моря в октябре - декабре. Зимует на глубине при 7 °С. Малая часть хамсы зимует у берегов Крыма (западнее мыса Сарыч) и Кавказа, основная часть у берегов Грузии и Турции. Нагул и нерест азовской хамсы в Азовском море происходит с апреля по ноябрь, с вечера до раннего утра. Личинки обитают в верхнем 10-метровом слое. Зимует в Черном море у юго-восточного побережья Крыма восточнее мыса Сарыч, а также в районе Новороссийска «на ямах». Сеголетки покидают Азовское море в конце июля - августа по достижении длины 5,5-6,5 см, и питаются в Черном море до февраля.

Анчоус японский (*E. japonicus*) обитает на юге Охотского моря, в Японском, Желтом, Восточно-китайском морях, у тихоокеанского побережья Японии. Нерест от Тайваня до восточного Сахалина при 14-19 °С.

Анчоус перуанский (*E. ringens*) – одна из самых многочисленных рыб на планете. Обитает у тихоокеанского побережья Перу и Северного Чили. Летом при 16-23 °С, зимой при 10-18 °С. Нерестится почти круглый год в поверхностных горизонтах.

Тюльки

Рыбы рода *Clupionella* – мелкие стайные планктофаги, называемые также кильками. Живут и размножаются в опресненных морских, солоноватых и пресных водах. Несколько важных промысловых видов обитают в Азовском, Черном, Каспийском морях. Заходят в Дон, дельту Кубани, Буг, Днестр, Дунай, обитают в озёрах Палеостомы и Чархал, в историческое время освоили донские и волжские водохранилища вплоть до Камского и Иваньковского. Нерест пелагический. Нерест в Каспии с апреля по июнь. Личинки и мальки держатся на мелководьях. Взрослые непосредственно к берегу не подходят. Активно привлекаются светом при промысле.

Тюлька азово-черноморская (*Clupionella cultiventris cultiventris*) обитает в Азовском и опресненных участках Черного моря. Входит в низовья Дона, Дуная и Днепра, поднимаясь на 50-60 км. Расселилась по днепровским водохранилищам. Нерестится в Таганрогском заливе, черноморских лиманах, низовьях рек при солёности от 0 до 10‰ и температуре от 4 до 24 °С от мая до осени. Зимует в приглубых местах.

Каспийская тюлька (*C. cultiventris caspia*) обитает в прибрежьях Каспия. Заходит в низовья Волги, Урала, Терека. Проникла в Цимлянское, Куйбышевское, Воткинское, Камское, Горьковское, Рыбинское, Угличское водохранилища. Нерест весной в прибрежьях при 8-28 °С. После нереста мигрирует вдоль побережья Каспия для нагула в Среднем Каспии. До осени держится в слое температурного скачка на глубине 20-60 м. Суточные вертикальные миграции четко выражены зимой. Питание происходит в дневное время.

Анчоусовидная тюлька (*C. engrauliformes*) распространена в открытых частях Южного, Среднего и на юге Северного Каспия над глубинами более 20 м. В воду с солёностью менее 8‰ не заходит. Нерестится с мая по декабрь в поверхностных слоях. Зимует в среднем и Южном Каспии совершая суточные вертикальные миграции.

Большеглазая тюлька (*C. grimmi*) обитает в глубоководных участках Среднего и Южного Каспия. К берегам не подходит. Размножение круглогодичное. Наблюдаются сезонные миграции в зоне обитания. Вертикальные миграции круглый год.

Кефали

Рыбы отряда Mugiliphormes – стайные эвригалинные подвижные рыбы. Для российского рыболовства важны черноморско-азовские кефали (сингиль, остронос, лобан) а также акклиматизированные в Каспии сингиль и остронос и япономорские (пиленгас, лобан). Пиленгас успешно акклиматизирован в Черном море. Черноморские кефали – прибрежные рыбы отходящие для пелагического нереста мористее, зимуют в море. Пиленгас для зимовки заходит в реки. В Японском море на зимовку уходит в р. Раздольная на ямы. Нагул происходит в заливах и опресненных лиманах. В питании подросших и взрослых главную роль играет детрит и донные обрастания и донные беспозвоночные. Мальки обитают у поверхности, питаются планктоном. При миграциях на нагул и зимовку образуют

мощные скопления. При лове кошельковым неводом уловы иногда достигают 40 т, плотность скоплений может достигать нескольких экземпляров на кубический метр. Кефали реагируют на тень выпрыгиванием из воды (Березин и др., 1950).

ЛОСОСЕВИДНЫЕ

Представители отряда Salmoniformes – многообразные, ценные промысловые рыбы – пресноводные, морские, проходные.

ЛОСОСЕВЫЕ РЫБЫ

Представители подсемейства Salmoninae имеют естественный ареал обитания на севере континентов «Старого и Нового Света». Наиболее массовыми промысловыми видами являются проходные (сёмга, кумжа, дальневосточные лососи). Существуют «жилые» (ручьевые, речные и озёрные) – форели, гольцы, карликовые туводные формы проходных видов. Тактика поведения в проходных в пресноводных водоёмах направлена на обеспечение оптимального числа особей, которые после морского нагула могут обеспечить устойчивое существование популяции. Разные виды достигают этого разными способами. Горбуша и кета быстро уходят в море. Нерка, кижуч, чавыча, сима, сёмга, проходная кумжа, проходные гольцы в течение года и более достигают размеров, обеспечивающих им более безопасный переход к морскому нагулу. Во время пресноводного периода жизни лососевые рыбы имеют свойственные виду модусы поведения – они могут быть привязаны ко дну и иметь охраняемые участки (сёмга, кижуч, сима, чавыча), что обеспечивает равномерное расселение в ареале обитания. Мальки нерки, горбуша, кеты обитают в толще воды, стайные и обычно не агрессивные.

Поведение во время ската в море имеет целью минимизировать гибель от хищных рыб и рыбацких сетей. Скат, особенно его начальные стадии, обычно массовый происходит по ночам. После ската мальки месяц или более проводят в предустьевых пространствах, часто в виде стаек, и откочевывают в открытое море, где осуществляют огромные по масштабам миграции в северо-западную часть Тихого океана (тихоокеанские лососи) или в обширные акватории Северной Атлантики (сёмга).

В море лососи обитают в «рассеянном» состоянии в эпипелагиали питаясь крупным планктоном и мелким nektonом. Совершают масштабные сезонные горизонтальные миграции (летом на север, зимой на юг) и суточные вертикальные миграции до нескольких десятков метров. В зимне-весенний период горбуша обитает главным образом в зоне субарктического фронта в диапазоне 38-45° с.ш. (на траверзе Южных Курил) в диапазоне температур 0,5-12 °С (Фигуркин, Найдено, 2013).

В последнее лето морской жизни, при наступлении половой зрелости лососи осуществляют «хоуминг» - миграцию к устьям нерестовых рек удивительным образом находя дорогу длиной в сотни и тысячи километров. В узкостях проливов и при подходе к нерестовым рекам

в урожайные годы концентрация лососей может достигать тысячи и более особей на квадратный километр. После своеобразного предандромного роения лосося поднимаются вверх по рекам на нерестилища, где происходит гнездостроение, парный нерест, соперничество самцов и охрана гнезда самкой.

Гольцы (*Salvelinnus* spp) исключительно разнообразны по достигаемым размерам, образу жизни, биотопам обитания, объектам питания, особенностям размножения. Все они тем не менее относятся к холодноводным видам. Разновидности многообразного *Salvelinus alpinus* complex могут быть озёрными, ручьевыми, речными и проходными. С.С. Алексеев с соавторами (Alexeyev et al., 2014) описали в одном забайкальском озере три формы гольца – карликовый (максимальная длина 206 мм, масса 80 г), мелкий (237 мм, 128 г), крупный (700 мм, 3870 г). Все они обитают в литорали озера, но в разных её частях. Карликовый в основном бентофаг, мелкий обычно питается планктоном, крупный, достигнув порядочного размера становится хищником. Формы отличаются временем и местом нереста и поэтому репродуктивно изолированы и не образуют помесей. В реках Камчатки и севера России обитают проходные гольцы достигающие значительных размеров и имеющие промысловое значение. Во многих водоёмах такие формы обитают совместно или по-отдельности. Другой важный вид – кунджа (*S. leucomaenis*) также может быть чисто пресноводным или выходить на нагул в предустьевые пространства тихоокеанских морей. Мелкие гольцы по-видимому не могут зарывать икру в грунт.

СИГОВЫЕ

Представители семейства Coregonidae – многообразные многочисленные ценные промысловые рыбы. В основном пресноводные, но некоторые могут выходить для нагула в опресненные участки морей.

Сиги (*Coregonus* spp) – пресноводные стайные холодолюбивые рыбы. На российском севере распространены до 66° с.ш. Некоторые виды полупроходные выходят на нагул в опресненные участки морей – Балтики и Северного Ледовитого океана. Нерестовые скопления образуются поздней осенью. Нерест происходит в толще воды рек и у поверхности над небольшими глубинами, клейкая икра оседает на грунт (Кузнецов и др., 2010, Сидоров и Решетников, 2014). Популяция Обской губы нерестится в пределах губы и в притоках губы осенью на гравийных и песчаных грунтах на глубине до нескольких метров при течении 0,1-0,4 м/с. Озёрные сиги Ладожского, Онежского, Чудского озёр (чудской, лудога, валаамка, рипус) нерестятся в прибрежьях на галечных отмелях.

Омуль (*C. lavaretus*) наиболее холодолюбивый и оксифильный из сибирских сегов. Нагуливается в Обской губе, нерестится в Енисее и Печере. Байкальский омуль нагуливается в озере на глубинах 30-200 м в 3-150 м от дна. Для нереста заходит в реки. В р. Селенга поднимается для нереста на 400-500 км, в небольших притоках может подниматься всего на 3-30 км. Клейкую икру откладывает на камни небольшими

порциями при 0,2-8 °С. Оптимальная скорость течения 30 см/с. Физический контакт производителей в поверхностных слоях воды боками самцов и самок стимулирует вымет половых продуктов (см. разд. 9).

Ряпушка европейская (*C. Albula*) – основные районы обитания – бассейны рек от Онеги до Печеры. Полупроходная выходит в предустьевые пространства, туводная и нерестится и нагуливается в реках. Нерестовый ход начинается в конце лета, нерест до ледостава. Питание – зоопланктон (ветвистоусые, веслоногие) реже хирономиды, эфемероптеры. Питание молоди – коловратки, фитопланктон (Кровопускова и др., 2013), взрослые – донными и пелагическими беспозвоночными.

Ряпушка сибирская (*C. sardinella*) – полупроходная рыба сибирских рек от Оби до Анадыря. По образу жизни подобна полупроходной европейской. В море предпочитает крупных донных беспозвоночных и мелких рыб. Популяция Обской губы нерестится в пределах губы и в притоках губы.

Пелядь (*C. peled*) – рыба бассейна Северного Ледовитого Океана. Успешно акклиматизирована в других водоёмах и используется в товарном озёрном хозяйстве. Озёрно-речная. Планктофаг. Избегает текучих вод. Нерест в реках и озёрах на ключах осенью при ледоставе.

Чир (*C. nasus*) – озёрно-речной сиг северных рек (Печёра, Волонга, Кара, Каратаиха). Взрослые могут выходить для нагула в предустьевые участки с солёностью не выше 15‰. Нерестится в реках на течении, часто во время ледостава. В питании преобладают личинки хирономид.

Муксун (*C. mukun*) – озёрно-речной, полупроходной сибирский эндемик. Большую часть года нагуливается в опреснённых морских водах, выдерживая солёность 5-8‰ и даже выше. Основу питания молоди составляет зоопланктон и бентос. На нерест поднимется по Оби на 2500 км.

Тугун (*C. tugun*) – мелкий сиг сибирских рек (от Оби до Хатанги). Не выходит в море, редок в озёрах. Как ряпушка, пыжьян, чир, пелядь нерестится в притоках больших рек поздней осенью. Питается планктоном и воздушными насекомыми.

КОРЮШКОВЫЕ

Представители семейства Osmeridae – небольшие стайные морские, проходные и пресноводные рыбы.

Мойва баренцевоморская (*Mallotus villosus villosus*) широко распространена на севере Атлантики и на прилежащих акваториях Северного Ледовитого океана, ежегодно появляется в Белом море, в тёплые годы проникает в Карское море, у Западной и Восточной Гренландии. В Баренцевом море на местах откорма встречается при температурах близких к 1 °С. Протяженность нагульных миграций зависит от температурных условий. В тёплые годы – до Земли Франца Иосифа и северной оконечности Новой Земли. В холодные годы нагульные пространства сдвигаются в северо-западном направлении – в зоны полярных фронтов на восточном склоне Медвежинской банки, у о. Надежды и

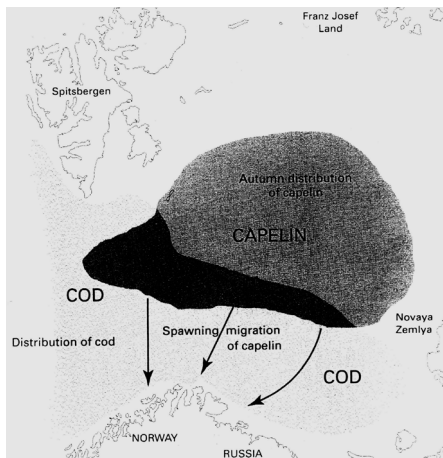


Рис. 15.12. Распространение и миграции атлантической мойвы

южной части возвышенности Персея. Перед зимовкой в сентябре-октябре переходит из холодных промежуточных вод в атлантические воды с однородной температурой в западной части Баренцева моря (рис.15.12, Beverton, 2002). Нерест происходит весной и в начале лета при температуре 1,7-4 °С, в Баренцевом море при -0,05-7 °С, в Белом море на глубине 7-50 м при солёности 23-34‰. Сеголетки в тёплые годы преимущественно восточнее 250 в.д., в холодные годы на более широком пространстве в западной части Баренцева моря и у Западного Шпицбергена (Ожигин, Лука, 1985).

Мойва дальневосточная (*Mallotus villosus catervarius*) обитает в азиатских дальневосточных морях (Японское, Охотское, Побережье Вост. Камчатки, Берингово) и вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки (до Ванкувера). Иногда заходит в опресненные участки побережий и устья рек. В море населяет толщу воды и глубины от поверхности (летом) до 400 м (зимой и в период нагула, при температуре воды -1,0 – +3,3 °С). Перед размножением (в конце июня - начале июля) образует огромные скопления, которые начинают подходить к берегам при температуре воды 0,6-1,5 °С. Нерест при температуре воды 2-13 °С. В нересте участвует самка и 1-2 самца (см. описание в главе размножение). После нереста частично погибает, выжившие особи отходят в море, образуя разреженные скопления. Пути и сроки подходов мойвы варьируют в зависимости от условий. В Анадырском заливе нерест в июне - июле. Личинки, молодь и взрослые питаются зоопланктоном – мелкая особь копеподами, крупная – в основном эвфаузидами, при недостатке потребляют хетогнат и другой зоопланктон (Ефимкин, 2013 А).

Морская малоротая корюшка (*Hypomesus japonicus*) – стайная морская прибрежная рыба, заходит в солоновато-водные озёра и эстуарии. Обитает от Северной Кореи и Хонсю до Камчатки, включая побережье Сахалина и южных Курил. Нерест в южных районах в апреле, в северных – в июне в зоне прибой, откладывая икру на грунт и водоросли. Молодь в заливе Петра Великого наблюдалась у края зарослей zostеры (Гусарова и др., 2012).

Малоротая корюшка (*H. olidus*) – солоновато-водная проходная стайная рыба. Обитает у азиатских берегов от Берингова пролива до Японии и по американскому побережью до Аляски в опресненных прибрежьях. Известны пресноводные озёрные формы. На нерест весной при 7-15 °С заходит в реки – в Амур до Хабаровска. Откладывает на

дно клейкую икру. После нереста скатывается в море. Осенью, в конце сентября опять заходит в пресные воды.

Корюшки зубастые (*Osmerus* spp) – полупроходные и пресноводные стайные виды. Нерест ранне-весенний в пресной воде. Судя по наличию полового диморфизма можно подозревать некоторую сложность нерестового поведения.

Корюшка европейская, снеток (*O. eperlanus*) обитает в озёрах бассейна Балтийского моря, Верхней Волги, Онеги и Печеры, озёрах Швеции, Германии, Британских островов, Франции, в Куршском и Вислинском заливах Балтики. Нерест при 0,5-7 °С у побережья на песчаных и галечных грунтах. Питается зоопланктоном и мелкой рыбой.

Корюшка зубастая азиатская (*O. mordax dentex*) – полупроходная рыба, нагул в прибрежных опресненных участках морей, губах, лиманах, известны озёрные формы. Обитает от рек Северного Ледовитого океана, на Дальнем Востоке по Азиатскому побережью до Кореи и Хоккайдо, по Американскому – до р. Маккензи. В море избегает как океанской солёности, так высокого опреснения. На нерест может подниматься по рекам высоко – по Енисею на 800 км. Нерестовая миграция начинается в феврале, нерест в мае-июне при температуре около 14 °С. Сразу после нереста производители скатываются. Питание по мере роста меняется от планктона до мелкой рыбы.

СВЕТАЩИЕСЯ АНЧОУСЫ

Рыбы семейства Mucrophidae разнообразные глубоководные виды как бореальных, так и тропических вод. Пелагические стайные рыбы обитают на значительных глубинах над свалом материковой отмели. Представляют интерес как важный элемент питания промысловых рыб. Потребляются дальневосточными лососями ночью в эпипелагиали. Нерест в Беринговом море весной - осенью (Булатов, 1994). Совершает суточные вертикальные миграции – днём на глубину, ночью для питания и нереста в верхние слои. Скопления миктофид в осенний период на склонах Большой Ньюфаундлендской банки имеют характерную вытянутую вдоль изобат (200-300 м) конфигурацию. Ширина скоплений нередко составляет 2-3 мили, по вертикали 40.

КАРПОВЫЕ

Рыбы семейства Cyprinidae – представлены в водоёмах России многими видами, различающимися образом жизни, поведением, особенностями размножения (бенофаги, хищники, растительноядные, фитофилы, псаммофилы, пелагофилы, чисто пресноводные и полупроходные). Дальневосточные краснопёрки нагуливаются при океанической солёности. Так называемые полупроходные многочисленные рыбы: каспийская вобла, азовская тарань, лещ, чехонь – выходят для нагула в опресненные участки внутренних морей. Ряд карповых создают большие биомассы в континентальных водоёмах (лещ, синец, сазан, толстолобики, амур, чехонь, плотва и некоторые другие).

Лещ (*Abramis brama*) широко распространен (от Азовского моря и Каспия до Карелии). Обитает в реках, озёрах и водохранилищах, образуя полупроходные формы. В батииали озёр зона нагула ограничивается глубинами 10-12, редко до 16 м. В литорали на иловатых песках на глубине 3-5 м питается бентосом. На более отмелые места может выходить в вечерне-ночное время. Держится разреженно, но может создавать небольшие локальные группировки. Согласно данным мечения (Поддубный, Малинин, 1988) придерживается участков протяженностью 200 на 400 м, на которых медленно перемещается (до 20 см/с). Зимует поблизости от мест нагула. Для нереста (фитофил) выходит на мелководья и в реки при прогреве воды до 11-16 °С. На нерестилище самцы держатся постоянно, самки выходят только для икрометания. Вместе с производителями на нерестилища могут выходить и неполовозрелые особи. После нереста уходят на глубину. Полупроходной лещ в Финском заливе обитает в прибрежье до глубин 20 м. В Каспийском море лещ осваивает обширные пространства северного Каспия с солёностью менее 7‰. Зимует в низовьях рек. В Волге, Тереке, Куре для нереста поднимается на десятки километров, в Урале до 80-100 км, в Дунае до 185 км. Скат сеголеток по течению вскоре после выклева, в Каспии появляются уже в мае.

Синец (*A. balerus*) в отличие от леща ведёт стайный пелагический образ жизни в водохранилищах, озёрах и реках. Питается зоопланктоном. Зимой образует скопления в приглубых участках рек. На нерест выходит в прибрежные мелководья.

Плотва (*Rutilus rutilus*) – широко распространенная рыба придонных биотопов и зарослей. Нерест как у всех фитофилов. Для нереста выбирает мелководья (до 1 м) заросшие мягкой растительностью. Личинки и мелкие мальки пелагические, питаются зоопланктоном. Подростшие рыбы становятся бентофагами. Зимует неподалёку от нерестилищ.

Вобла, тарань – многочисленные полупроходные формы плотвы. Мальки скатываются в Каспий и Азовское море, где нагуливаются в опресненных участках – при солёности не выше 10‰. В Азовском море это Таганрогский залив и восточное побережье (см. рис. 11.3), на Каспии это западное побережье опресненное стоком Волги и кавказских рек. В откормленных акваториях образуют стаи. К эстуариям подходят к осени и после зимовки в Волге при прогреве воды до 2-3 °С поднимается для нереста на 20-40 км, в Урале до 90-100 км.

Сазан (*Cyprinus carpio*). Естественный ареал – пресноводные водоёмы бассейнов Средиземного, Черного, Азовского и Каспийского морей с особыми подвидами в Средней Азии и на Дальнем Востоке. Обитает в стоячих и слабо текущих водах богатых растительностью. Одомашненные формы являются важнейшим объектом озерного, прудового и индустриального рыбоводства. Может обитать и даже размножаться в солоноватых водах (до 10-11‰). При больших количествах может образовывать скопления. Относится к тепловодным рыбам – оптимум размножения 18-20 °С, хотя переносит зимовку в приглубых местах водоёмов. Во взрослом состоянии питается различными видами бентоса, в рыбоводных хозяйствах потре-

бляет различные искусственные кормосмеси. Нерестится в начале лета, фитофил. При нересте группа самцов «гоняет» самку.

Чехонь (*Pelecus cultratus*) стайная рыба пелагиали озёр, водохранилищ и крупных рек. Проходные формы выходят в опресненные участки Каспия, Азовского моря и Балтики. Нерест на открытых участках, на течении в устьях рек. В озёрах может откладывать икру на траву. Молодь подходит и в прибрежные открытые участки водохранилища и питается насекомыми и мелкой рыбой. Взрослая хищничает. Зимует в пресноводных водоёмах.

Дальневосточные краснопёрки (*Saroterodon* spp) проходные рыбы Сахалина, Японии, Тайваня, Северного Китая, Южных Курил. Зимовка в реках. Нерест в июне при 15-16 °С в верховьях рек на быстрых отмелях каменистых местах. Самку преследуют и «прижимают» несколько самцов. Нагул летом в морском побережье при океанической солёности. Имеются полупроходные и пресноводные формы.

Белый толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix*) – пресноводная стайная рыба. Естественный ареал – бассейн Амура и другие водоёмы Дальнего Востока. Один из важнейших объектов выращивания в естественных водоёмах и прудах, поскольку является фитопланктофагом. Нерест летний при 19-24 °С в пелагиали рек при наличии сильной турбулентности. Личинки и мальки до размера 13-15 мм питаются зоопланктоном, далее фитопланктон и детрит. Характерная особенность – выпрыгивание из воды при испуге.

Пестрый толстолобик (*Aristichthys nobilis*) пресноводная стайная рыба. Естественный ареал – бассейн Амура и другие водоёмы Дальнего Востока. Объект выращивания в качестве зоопланктофага. При размножении пелагофил.

Белый амур (*Ctenopharyngodon idella*) пресноводная рыба рек и озёр бассейна Амура и китайской территории. Используется в товарном прудовом хозяйстве, а также как биологический мелиоратор водоёмов, как потребитель макрофитов. Размножается в реках с турбулентным течением вымётывая пелагическую икру при 17-24 °С во время половодья. Мальки сначала потребляют зоопланктон, но уже при длине 10-12 см становятся травоядными.

Сомы

Из многочисленного отряда сомообразных (Siluriformes) промысловое значение в России имеют сом обыкновенный, европейский (*Silurus glanis*) и амурский сом (*Parasilurus asotus*), как объект товарного рыбоводства используется канальный сомик (*Ictalurus punctatus*). Сомы пресноводные, донные, сумеречные рыбы, во взрослом состоянии хищники-засадчики. Канальный сомик при выращивании потребляет гранулированный и пастообразный корм. Нерестуют в весенне-летнее время. Самцы европейского сома и канального сомика охраняют нерестовое гнездо. Перемещения связаны с летним нерестом и откормом в прибрежье и зимовкой на приглубых местах.

ЩУКООБРАЗНЫЕ

Из щукообразных (Esociformes) промысловое значение в России имеют щука и амурская щука – типичные пресноводные одиночные хищники-засадчики, весенне-нерестующие фитофилы.

Щука (*Esox lucius*) – типичный хищник-засадчик пресноводных водоёмов. Домашний охраняемый участок взрослых – до 300 м береговой линии. Будучи перенесена на расстояние до 10 км возвращается на своё место. В озёрах может осваивать пелагиаль. В дельтах некоторых рек Каспийского, Черного и Балтийского морей обитают полупроходные формы щук, нагуливающих в слабосоленых водах, а на нерест поднимающихся обычно на 1-5 (иногда до 20-30) км со скоростью 1-3 км/сут. Нерестится очень рано, даже при неполном распадении льда. В сёмужьих ручьях может обитать на мели. Нерест среди прибрежной растительности при 3-5, и до 10 °С. Самку преследуют несколько самцов. «Жор» начинается спустя неделю после окончания нереста при подъеме температуры на 2-3 °С на глубинах порядка 1 м на расстоянии 20-30 м от берега. В Рыбинском водохранилище сеголетки в течение первого лета жизни держатся на глубине до 1,5 м среди зарослей, там, где произошел нерест, рано переходя к хищничеству. С похолоданием в сентябре отходят на глубину 3-4 м, где зимуют. Молодь (2-4 года, 20-40 см) с мая до осени обитает на глубинах 3-10 м. (Иванова, Свирская, 2005). Зимой продолжают ловиться на блесну и живца.

ОСЕТРОВЫЕ

Большинство представителей семейства Acipenseridae это – крупные проходные и пресноводные рыбы. Нерестятся в реках Каспийского и Черноморского бассейнов на юге России, в реках Сибири и в Амуре на Дальнем Востоке. Существуют следующие варианты образа жизни.

1. Пресноводные (стерлядь, жилые расы шипа, калуги и осетров).

В течение первого года жизни скатываются в места нагула взрослых рыб – в морской воде до полового созревания (осетры русский и персидский, севрюга, белуга). В Каспийском море «молодь» (неполовозрелыми) считаются особи белуги длиной менее 180 см, осетров – менее 85 см, севрюги – менее 110 см (Ходоровская и др., 2014).

2. Скат в эстуарии с возможным выходом в предустьевые пространства (осетры сахалинский, атлантический, калуга).

3. В популяциях проходных осетров имеются жилые формы.

По характеру нереста – литофилы. Выбирают для нереста гравийные участки на течении. При невозможности подняться в верховья рек находят подходящие участки ниже плотин. Нерест происходит весной и в начале лета при разных температурах воды – волжские осетры 8-23 °С, персидский осётр 15-23 °С, сибирский осетр 11-17 °С, севрюга 15-29 °С. Икрометущая самка сопровождается несколькими самцами, которые выделяют молоки при выделении самкой небольших порций икры. Икра клейкая, оставляемая без заботы. Осетровые Каспия могут зимой обитать на глубинах до 130 м при 9-12 °С. Весной мигрируют на мелководья Северного Каспия с глубинами 3-9 м. Предпочитают 20-22 °С, избегают температуры выше 28-

29 °С. Сибирские осетры нагуливаются в низовьях и эстуариях рек текущих в Северный Ледовитый океан (от Оби до Колымы). Проходные осетры Каспия после ската в море нагуливаются в продуктивных северных районах, смещаясь на зиму в южные акватории совершают протяженные морские миграции, в море обитают в широком диапазоне глубин от нескольких метров до 100 м. После нереста «вальчаки» проходных форм могут быстро скатываться в море со скоростью больше скорости течения (12-45 км/сутки), но могут задерживаться в реке на кормных участках. Миграционное поведение осетровых индивидуальное, группы образуются по-видимому случайным образом в результате сходных мотиваций (Поддубный, Малинин, 1988). Скопления образуются на нерестилищах и при зимовке озимых форм на ямах. При анадромной миграции могут преодолевать течения со скоростью до 1,8 м/с, но по большей части при скорости течения 0,1-0,3 м/с. Протяженность нерестовой миграции в реках может превышать 1000 км со скоростью относительно воды как правило менее 1 длины тела в секунду (в среднем 20 см/с). Придерживаются склона основного русла на глубинах в несколько м, проходя за сутки 16-30 км. Молодь скатывается с течением сразу после выклева или может жить в пресной воде несколько лет (шип).

Сибирский осетр (*Acipenser baeri*) обитает в реках Сибири от Оби до Колымы. Выходит в солоновато-водные заливы Северного Ледовитого Океана. Чисто пресноводные популяции есть в р. Ишим, оз. Байкал (глубины 20-50 м). Бентофаг. Для нереста заходит в р. Селенга, Обь, Иртыш. Поднимается до 100 км. Нерест в мае-июле при 9-21 °С.

Русский осётр (*A. gueldenstaedti*) нагуливается в Черном, Азовском, Каспийском морях. Нерест в Волге, Дону, Кубани, Дунае, Днестре. В Волге поднимался до верхних притоков. Молодь в море обитает на глубинах 2-5 м. В Каспии нагул крупных на моллюсковых полях на глубинах 2-100 м. Яровая форма нерестует в мае-июне при 8-15 °С. При позднем заходе зимует в реках. Волжский осетр в основном представлен озимой расой.

Амурский осетр (*A. schrencki*) – эндемик бассейна Амура. Выходит в опресненный Амурский залив. Молодь питается бентосом, крупные – более крупными беспозвоночными, мелкой рыбой. Нерест в мае - июне.

Севрюга (*A. stellatus*) нагуливается в Черном, Азовском, Каспийском, Адриатическом морях. Нерестовые реки: Волга, Урал, Терек, Кура, Дон, Кубань. Яровая раса севрюги заходит в Волгу весной (апрель-май) и нерестится вскоре после захода. Озимая заходит в Волгу летом и осенью, зимует и нерестится летом следующего года. Ловится у берегов на каменистых и илистых грунтах. Днём держится у дна, по ночам всплывает к поверхности. В Каспии распространена вдоль западного побережья на глубинах 100-300 м. Весной перед заходом в реки в северном Каспии ловится на глубине 3-15 м. Зимой в северном Каспии не ловится (Пильгуй, 1991). В Каспии питается в большей мере нереисом и ракообразными, в Азовском море червями, бокоплавами, бычками, хамсой. Ход в Волгу яровой севрюги в апреле при 6-9 °С, озимой – в августе - сентябре. Нерест в мае - августе при 12-26 °С. Молодь

и отнерестовавшие быстро скатываются в море. При тралении молодь севрюги (40 см) легко обходит трал (Радаков, 1964).

Шип (*A. nudiventris*) нагуливается в Черном, Азовском и Каспийском морях. Ранее обитал в Арале, акклиматизирован в Иссыккуле. Образует в пресных водоёмах туводные формы. В Урале поднимется до Оренбурга. Молодь проводит в реке 2-5 лет. Заход ярового шипа в апреле - мае, озимого - летом. Нерест при 10-20 °С. Молодь питается бентосом, в море - бычками и моллюсками.

Калуга (*Huso dauricus*). Нерестилица в бассейне Амура. Образует жилые и полупроходные формы, выходящие в Амурский лиман и СЗ Японского моря. Нерест в мае-июне при 12-14 °С. Молодь рано переходит на питание рыбой. В лимане пожирает лососей при нерестовом ходе. Известен канибализм. Зимует на ямах, но продолжает питаться.

Белуга (*Huso huso*). Нагул в бассейне Черного, Азовского, Каспийского и Адриатического морей. Поднималась по Волге до Оки, Камы, Шексны, Суры. Образует яровые и озимые формы. В Волгу заходит в марте-апреле (яровая) и в сентябре - октябре (озимая). Нерест в апреле-мае в пик паводка при 6-7 °С на глубоких местах с быстрым течением, на галечных россыпях и каменистых грядках. Молодь и отнерестовавшие быстро скатываются в море. Рано переходит на хищничество. В Каспийском море пожирает воблу, судака, сазана, кильку, леща, в Азовском - хамсу и бычков. Питается уже при 2 °С. Встречается при температуре до 30 °С, при солёности до 15‰, при мутности от нескольких см до 6 м. Зимует в Среднем Каспии при 4-5 °С, в Южном Каспии при 10-12 °С. Встречается на глубинах до 70 м, обычно на 10-20 м. В Северном Каспии - на мелководье - 2-10 м (Ходоревская с сотр., 2014).

Акулы

Ряд акул представляет интерес как объект промысла (мако, чело-пёрые, серая, остроносая, кунья, сельдьёвая, голубая и др. В. Максимов, 1968), а также как крупные опасные морские обитатели.

Акулы очень разнообразны по особенностям поведения. Они могут демонстрировать привязанность к определённом месту, причем не только донные, но и пелагические, но могут совершать и длинные путешествия. Часто акулы выступают как одиночные хищники, но могут создавать группы с элементами иерархии. У серой рифовой акулы Маршалловых островов при помощи мечения обнаружена привязанность к определённой акватории, в стаях имеет место иерархическая организация. Длительное пребывание в одном районе путём мечения было обнаружено у остроносой длиннорылой, куньей, серой пятнисто-плавниковой и других акул. Однако, и у этих видов обнаружена «ротация». При вылавливании акул в районе их численность восстанавливается через 3-4 мес за счет пришлых особей (Губанов, Кондюрин, Мягков, 1986). С другой стороны, мечение выявило далёкие миграции пелагических акул. Активными мигрантами являются колючие акулы. Акула помеченная у Ньюфаундленда была поймана у Исландии, помеченная у Шотландии была поймана у Ньюфаундленда, от-

мечены перемещения между Шотландией и Исландией, между Северным и Баренцевым морями, от берегов Америки до Японии. (Константинов, 1970). Хотя акулы являются морскими рыбами, они могут на длительное время заходить в пресную воду – в оз. Никарагуа, в р. Парана на 100 км, в р. Амазонка на 450 км, в р. Лимпопо на 240 км, в р. Замбези на 300 км (Кусто и Паккали, 1982). Некоторые акулы (катран) встречаются по всему мировому океану, в частности в Черном, Белом, Охотском и Японском морях, придерживаясь впрочем горизонтов с умеренно холодной водой (6-14 °C). Другие виды тяготеют к определённым температурным регионам. Китовая, акулы-молоты, мако, серая, голубая, лисьи акулы характерны для тропических и умеренных зон. Гигантская, сельдевая, лососевая, полярные акулы избегают тропических областей. Акулы являющиеся обитателями тёплых морей при аномальных потеплениях могут появляться и в холодных морях. Например, белая акула однажды была обнаружена в Белом море.

Будучи яйцекладущими и живородящими акулы имеют процедуру «заигрывания» и спаривания по-видимому не привязанную к определённому сезону. У ряда акул (молот, мако, голубая, черноперая, акула-бык) отмечено раздельное обитание самцов и самок. Самцы – в открытом море, самки у берега, в лагунах, в устьях рек. Возможно, самки избегают болезненных домогательств самцов и оберегают потомство от каннибализма (Werry, Clua, 2013). Для родов самки могут уходить из района постоянного нагула.

Постоянное внимание вызывает проблема опасности акул для человека. Безусловно опасными считаются крупные акулы с развитыми зубами: большая белая, тигровая, серо-голубая мако, серая бычья, акула-молот, песчаные и др. (около 30 видов). Однако, в статистике происшествий есть случаи покусов небольших (меньше 1 м) и сравнительно безопасных, когда они бывали спровоцированы (Мягков, 1987). Нападения имели место и на поверхности моря, и на глубине, и на отмели (по колено). Акула может подкрадываться и кружить вокруг жертвы, но может напасть сразу. Отмечены нападения акул не только на пловцов, но даже на лодки. Считается, что нападения провоцируют светлые объекты. Африканцы надевают черные носки и перчатки, чтобы не привлекать акул белыми ладонями и ступнями, однако, тёмное обмундирование также провоцирует нападение акул. Возможно, на себя обращают внимание контрастные объекты (Кусто, Паккали, 1982). Однако, встреча с акулой не обязательно ведёт к нападению и в ряде случаев удаётся отбиться от акулы, ударяя её по рылу, по глазам и жабрам.

Некоторые донные акуловые не приспособлены к быстрому плаванию: пилоносы, морские ангелы, акулы-няньки. Ряд пелагических акул являются одними из самых быстрых пловцов, достигающих при «спринтерском режиме» скоростей в несколько десятков километров час. Обычно акулы плавают медленно, при испуге и нападении развивают высокие скорости. Акулы питаются теми животными, которые обитают в районе обитания: рыба, лангусты, ластоногие, китообразные, каннибализм, объединение рыбы с крючков ярусов.

Скаты

По большей части донные обитатели. Исключение составляют манты и пелагичекий хвосток (*Disyatis violacea*). В Черном море хорошо известны и обычны при промысле: яйцеживородящий морской кот (*Disyatis – Trigon pastinaca*) и яйцекладущий скат – морская лисица (*Raja clavata*). На Дальнем востоке промысловое значение имеют бесшипый и щитоносный скаты.

Бесшипый или фиолетовый скат (*Bathyrāja violacea*) широко распространен в Охотском и азиатской части Берингова морей, у тихоокеанского побережья Камчатки и Курильских островов. Ведет придонный образ жизни, населяет глубины от 14 м летом до 1100 м зимой. Бентофаг, поедающий донных беспозвоночных (моллюсков, крабов, полихет и др.), эпизодически – рыбу. Зимой и летом откладывает яйца на дно.

Щитоносный скат (*Bathyrāja parmifera*) широко распространен в дальневосточных морях, в зал. Аляска, у Алеутских и Командорских островов. В водах региона встречается повсеместно. Ведет придонный образ жизни при температурах от минус 1,7 до плюс 6,8 °С. Населяет глубины до 20 м летом и до 1425 м зимой. В июле - августе концентрируется на глубинах 120-130 м. Образует большие скопления летом (например, в Тауйской губе). Отход к местам зимовки начинается в октябре, в течение ноября его скопления выходят на глубины 260-450 м, а часть рыб распространяется глубже. Зимой и летом откладывает яйца на дно. Хищник, поедающий донных и придонных рыб (минтая, навагу, бычков, камбал и т.д.), а также десятиногих раков, осьминогов.

Миноги

Проходные и пресноводные виды со сложным метаморфозом. В пресной воде в течение нескольких лет обитают в виде личинок-пескороек. Пресноводные (ручьевая, украинская, сибирская, дальневосточная ручьевая) после метаморфоза не питаются и после нереста погибают. Проходные (каспийская, трехзубая дальневосточная, европейская речная, морская, тихоокеанская) скатываются в море и через несколько лет возвращается в реки на нерест (см. разд. 9). Анадромные в море паразитируют на рыбах и беспозвоночных. Промысловыми видами являются речная и каспийская.

Каспийская минога (*Caspiomyson wagneri*). Проходная. Для нереста заходит в реки Западного Каспия от Волги до Ирана. Для нереста может подниматься высоко – по Волге до Тверцы. После выклева из икры, личики (пескоройки) обитают на заиленных участках рек, ручьев. Большую часть времени проводят зарывшись в ил. Питаются детритом и беспозвоночными. Через 2-4 года после метаморфоза скатываются в море. В море питаются детритом, мелкими беспозвоночными, водорослями, трупами рыб. Нерестовый ход в реки в сентябре-декабре. Поднимаются по реке со скоростью порядка 10 км в сутки. Нерест с марта по июнь на песчано-каменистых участках с быстрым течением при 15-23 °С. Гнезда – сооружаемые овальные ямки (см. разд. 9).

Речная минога (*Lampetra fluviatilis*) обитает в бассейне Балтийского и Северного морей. Анадромный паразитический вид с задатками хищника, образующий туводные формы (Онежское, Ладожское озёра). На нерест заходит в реки весной и осенью. Нерест наблюдался в мае при 9,5 °С на галечном грунте при течении 0,7-1,5 м/с. Самец строит гнездо и участвует в нересте с несколькими самками. Личинки после выклева при длине 8,6-8,2 мм распространяются по течению в ночное время, несколько лет обитают в ручьях в виде личинок-пескороек. Взрослые могут быть пресноводными или проходными. В море нападает на треску, сельдь, лососей, палтусов; в озёрах на ряпушку, сига, кумжу, плотву (Павлов с сотр., 2014).

Морская минога (*Petromyzon marinus*). Обитает в Атлантике и Тихоокеане. Имеет пресноводную форму в американских Великих озёрах. В море наносит травмы промысловым рыбам.

16. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Интерес исследователей к поведению рыб в последние годы не прекращается. Кроме работ специально посвященных образу жизни рыб, сведения о поведении содержатся в исследованиях по динамике численности, промыслу, различным вопросам физиологии, биохимии, рыбоводству, охране запасов.

Моей задачей, кроме естественного стремления подвести итоги своим исследованиям и многолетним наблюдениям, было подведение итогов последним достижениям в области поведения рыб. Мне приходилось работать в лаборатории подводных исследований ВНИРО, но, кроме того, при исследовании лососей на Камчатке, в морских рейсах и даже в туристических поездках, а также при проведении лабораторных работ я всегда интересовался особенностями поведения лососевых, осетровых, карповых, промысловых морских, экзотических аквариальных и обитателей тропических кораллов. В 90-е годы я преподавал дисциплину «Поведение рыб» и даже в 1994 году издал учебное пособие и практикум, что заставило меня интересоваться самыми разными аспектами проблемы.

Мне казалось, что всестороннее рассмотрение и осмысление имеющихся сведений позволит разобраться в таинственных механизмах формирования образа жизни рыб – дальней и ближней ориентации при местных перемещениях и миграциях, особенностей нереста, пищевого и защитного поведения, привязанности к тем или иным биотопам и т. п. Увы! Количество известных фактов, изложенных в научных публикациях пока не перешло в качество понимания руководящих причин поведения. Приходится умозрительно допускать, что самые разные жизненные модусы имеют врожденные, генетические начала. Приходится полагать, что различия в поведении видов обусловлены наличием генетических программ, систем биохимических структур заставляющих рыб быть донными или пелагическими, одиночными или стайными, имеющими сложное репродуктивное поведение или рассеивающими бесчисленные половые продукты. Без упования на генетику невозможно понять как лососи из рек зал. Петра Великого, Магаданского края, Японии, зал. Аляска уходят на нагул в далёкое Берингово море, а потом возвращаются «домой»; как угри из Дуная или Немана находят путь на нерестилища в Саргассовом море. Пока нет надежды, что в близком будущем будут найдены материальные носители «вну-

тренней карты» странствий, «меню» поведенческих реакций на разных этапах онтогенеза.

Изучение поведения рыб и дальше будет требовать сбора эмпирических данных для всё более детального описания образа жизни хозяйственно важных объектов рыбного хозяйства, для рационального их использования и сохранения.

Не смотря на то, что список процитированной литературы получился весьма пространным, он не включает всей огромной массы просмотренных мной публикаций. При обзорах приходилось придерживаться принципа минимальной достаточности, что может производить впечатление несколько случайного выбора цитирований.

- Авдеев Г.А., Овсянников Е.Е. Результаты оценки запаса северо-охотоморского минтая по ихтиологической съемке 2005 г. // Известия ТИНРО. 2006, т. 145. – С.120-145.
- Агапов С.А. Условия обитания, воспроизводства, биологическая характеристика и промысел азовской тарани в 1986-1992 гг. // Сб. науч. тр. АзНИИРХ. 1996. С. 186-188.
- Ажажа В.Г. Дорогами подводных открытий. Знание. М.:1977. 160 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. Наука. М.: 1997. 288 с.
- Аминова В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб. Легпищепром. М.: 1984. 160 с.
- Антонов А.И. Использование искусственных физических полей для управления поведением рыб в заморных водоёмах // В сб. «Поведение рыб» Изд. Акварос. М.; 2005. С. 15-18.
- Антонов Н.П. Промысловые рыбы Камчатского края. Изд. ВНИРО, М.: 2011. 243 с.
- Анциферов М.Ю., Барыкин Н.В., Гусенко В.В., Долгов В.В., Зырянов С.В., Карасев А.Е., Константинов Л.Л., Оганин Н.А., Орлова Э.Л., Полещук И.Л., Терещенко Е.С., Шановалова Л.А. Сайка Баренцева моря. Изд. ПИНРО. Мурманск: 2013. -248 с.
- Бадаев О.З. Пространственное распределение ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Perciformes, Zoarcidae) Охотского моря в 2000-2010 гг. // Известия ТИНРО. 2012, т. 171. С.133-143.
- Базаров М.И. Суточные вертикальные миграции тюльки в некоторых водохранилищах // В сб. «Поведение рыб» Изд. АКВАРОС. М.; 2005. С.25-29.
- Байдалинова Л.С. Яржомбек А.А. Биохимия сырья водного происхождения. Морнига. М.: 2011.501 с.
- Бахитанский Е.Л., Нестеров В.Д., Сулуков Ю.А. О состоянии лососеводства в Мурманской и Архангельской областях // Лососевые рыбы. М.: Наука, 1980. С.192-206.
- Балаев Л.А. Особенности поведения черноморских рыб в различных полях постоянного электрического тока // В сб. «поведение и рецепция рыб». Изд. «Наука». М.:1967. С. 67-73.
- Бальтерянц К.А. Некоторые тактические особенности стай пятнистого тунца (*Thunnus alletratus*) // Сб. научн. трудов ВНИРО. 1985. С. 131-135.
- Барон В.Д. Современные проблемы электроихтиологии// В сб. «Поведение рыб». Изд.АКВАРОС. М.: 2005. С. 34-38.
- Белов В.А., Баев Е.Л. Исследование поля скорости внутри сетного цилиндра // Сб. научн. трудов ВНИРО. М.:1990. С. 148-151.
- Березин Н., Миндер Р., Печеник Л., Тараненко Н. Черноморская кефаль. Крымиздат. Симферополь. 1950. 55 с.
- Битюкова Ю.Е. Особенности зрения черноморской хамсы и ставриды в условиях темновой и световой адаптации // Биология моря. 1973. Вып. 29. С.112-131.
- Божко А.Т. Случай нападения меч-рыбы *Xiphias gladius* L. на акулу-мако *Isurus glaucus* (Miller & Henle) // Вопр. Ихтиол.1975. Т. 15. В. 5. С.934-935.
- Борец Л.А. Донные ихтиоцены российской шельфа дальневосточных морей. Изд. ТИНРО. Владивосток: 1997.216 с.
- Бочкарев Е.В., Гайков В.З. Меч-рыба (*Xiphias gladius*). // Научная конференция. Водные биологические ресурсы и аквакультура. М.:1984. С. 85-89.
- Бугаев В.Ф. Азиатская нерка. М.: Колос, 1995. 484 с.
- Бугаев В.Ф. Азиатская нерка 2. М.: Колос. 2011. 385 с.
- Будяев С.В., Михеев В.Н., Павлов Д.С. Индивидуальные различия поведения и механизмы экологической дифференциации на примере рыб // ЖОБ. 2015. Т. 76. № 1. С. 26-47.
- Булатов О.А. Особенности размножения рыб и распределение ихтиопланктона в восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. 1994, Т. 115. – С. 17-56.
- Вдовин А.Н., Щетков С.Ю. Сравнение и оценка плотности распределения камбал по результатам траловых и водолазных съемок // Вопр. Ихтиол. 1997. Т. 37. Вып. 2. С. 272-276.
- Веселов А.Е. Модели поведения молоди атлантического лосося и условия их формирования. Изд. Института биологии РАН. Петрозаводск: 1996. 50 с.

- Веселов А.Е., Шустов Ю.А. Сезонные особенности поведения и распределения молоди пресноводного лосося в реках // Вопросы ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 2. С. 346-350.
- Виноградов В.В., Золотухин С.Ф. Рост молоди кеты в период ее катадромной миграции в русле р. Амур // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 154. С. 163-179.
- Воличенко А. Магия запахов // Рыболов. 2014. № 9. С. 66-73.
- Волкова Л.А. Некоторые адаптивные особенности поведения байкальского омуля // В сб. Поведение животных. Наука. М.:1972. С. 123-124.
- Воловова Л.А. Самоорганизация пассивной популяции радужной форели: фрактальная пространственно-временная структура // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов. Т. 1. М.:Акварос, 2011. С. 123-130.
- Воловова Л.А., Долгих М.Г., Ключарёва Н.Г., Митителло А.В. Методические аспекты управления пространственно-временной организацией местного сообщества рыб в естественном водоёме // Материалы докл. V Всерос. Конф. «Поведение рыб». Борок: 2014. С.5-11.
- Выскребенцев Б.В. «Лидерство» в группе рыб // В сб. «Вопр. зоопсихол., этол. и сравнит. психол.» Моск. Ун-т, М.:1975. С. 50-52.
- Выскребенцев Б.В. Некоторые особенности оборонительного поведения и групповых отношений рыб различных экологических групп (Авт. канд. дисс.). ВНИРО. М.:1978. 22 с.
- Выскребенцев Б.В., Савченко Н.В. Некоторые особенности оборонительного поведения рыб // В сб. Поведение животных. Наука. М.:1972. С. 130-131.
- Выскребенцев Б.В., Савченко Н.В. Групповые отношения рыб. // В кн. Поведение животных (Доклады 1-го Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам повед. Животных). Наука. М.:1972 А. С.19-21.
- Выскребенцев Б.В., Савченко Н.В. Паническая реакция и скорости движения рыб // Природа – 1973. № 4. С. 48-52.
- Выскребенцев Б.В., Сафонов Н.В., Орлов А.В. Поведение придонных рыб на банках Индийского океана // Сб. научн. трудов ВНИРО. 1985. С. 136-141.
- Вишегородцев В.А. Особенности обыврения нерестового субстрата гижигинско-камчатской сельди // Изв. ТИНРО, 1994, т. 115. С.141-147.
- Гайденок Н.Д., Исаков А.Е. Особенности межвидовой трофической конкуренции азовской тарани // Рыбоводство и рыбное хоз-во. 2014. № 11. С. 18-23.
- Герасимов Ю.В., Лапшин О.М. Изучение особенностей поведения рыб в зоне действия учетных ставных неводов // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М., 2005. С. 88-96.
- Герасимов Ю.В., Лапшин О.М. Поведение рыб в зоне действия модели ставного невода // Известия ТИНРО. 2009, Т. 157. С.206-217.
- Гершанович Д.Е., Федоров В.В. Основные направления прикладных биоокеанологических исследований с применением подводных обитаемых аппаратов // Сб. науч. тр. ВНИРО. 1989. С. 111-136.
- Гиресов В.Е. Особенности суточного, лунного и онтогенетического циклов поведения и их отражение в микроструктуре отолитов у массовых видов светящихся анчоусов (Mystophidae) тропической зоны Атлантического океана / В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.:2005. С. 110-114.
- Глейзер С.И. Некоторые особенности геомагнитной ориентации молоди европейского угря // В сб. Поведение животных. Наука. М.:1972. С.112-113.
- Глейзер С.И., Красюк В.В., Еришов Л.А. Дыхательное поведение пескаря (*Gobio gobio*) // Труды АтлантНИРО. 1971. Вып. 36. С.59-63.
- Голованов В.К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: 2013. Полиграф-плюс. 300 с.
- Головань Г.А., Пахоруков Н.П., Сыса В.Н. Распределение и поведение глубоководных рыб в районе Курильских островов // Сб. науч. тр. ВНИРО. 1989. С. 103-111.
- Головань Г.А., Пахоруков Н.П., Чмовж Ю.В. Визуальные наблюдения за распределением и поведением рыб подводного хребта Кюсю-Палау // Сб. науч. тр. ВНИРО. 1989. С. 96-103.

Гомельюк В.Е. Повседневное поведение и адаптивные комплексы трёх видов терпугов // Тр. Всес. Совец. по Вopr. повед. рыб. М.: 1991. С. 131-141.

Горбатенко К.М., Мельников К.В., Лаженинов А.Е., Повисевский А.М. Распределение, питание и некоторые биохимические показатели тихоокеанской сельди северной части Охотского моря на разных этапах онтогенеза // Изв. ТИНРО 2010, т.162. С. 77-91.

Гордина А.Д. О нересте камбалы-калкана // Экология моря. 1990. Вып.35. С.40-43.

Горина Д.В., Смирнов А.К., Русанова П.К., Кузьмина В.В. Влияние серотонина на пищевое и терморегуляторное поведение молоди карпа *Cyprinus carpio* в условиях температурной неоднородности среды // Материалы докл. V Всерос. Конф. «Поведение рыб». Борок: 2014. С. 11-17.

Горюхин В.Г., Коновалов А.В. О скорости нерестовых миграций и оценке темпа береговых подходов горбуши Восточной Камчатки на основании данных траловой съёмки // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: Изд-во ТИНРО, 2010. С. 110-112.

Горяинов А.А., Лысенко А.В. Случай поимки кеты *Oncorhynchus keta* в заливе Петра Великого (Японское море) помеченной в центральной части Берингова моря // Вopr. Ихтиол. 2004. Т. 44. № 2. С. 276-277.

Гриценко О.Ф. Популяционная структура сахалинской горбуши // Вopr. Ихтиология. 1990. Т. 30. Вып. 5. С. 824-835.

Губанов Е.Л. Акулы индийского океана. Изд. ВНИРО, М.:1993. 240 с.

Губанов Е.Л., Кондюрин В.В., Мягков Н.А. Акулы мирового океана. Агропромиздат, М.: 1986. 272 с.

Гузенко В.В. Влияние океанографических условий на миграцию, распределение и промысел трески (Японское море) помеченной в центральной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 148. С. 42-56.

Гусар А.Г. К вопросу о влиянии факторов внешней среды на поведение хамсы в зоне действия привлекающих источников света // В сб. «Поведение и рецепция рыб». Изд. Наука. М.:1967. С. 114-115.

Гусарова И.С., Колтаков Н.В., Кулепанов В.Н. Распределение рыб на мелководье о. Рейнеке (зал. Петра великого) в летний период // Известия ТИНРО. 2012, т.171. С. 26-39.

Гульбадамов П.С., Леонтьев С.Ю. Исследования по формированию ассоциированных скоплений тунцов у искусственных концентрирующих устройств //Сб. науч. тр. ВНИРО. 1990. С. 161-159.

Данюлите Г.П., Малукина Г. А. Исследование физиологического механизма действия поля постоянного электрического тока на рыб // В сб. «поведение и рецепция рыб». Изд. Наука. М.:1967. С. 56-62.

Дарков А.А. Некоторые стороны сигнализации рыб // В сб. «Поведение и рецепция рыб». Изд. Наука. М.:1967. С. 116-117.

Датский А.В. Особенности распределения минтая в северо-западной части Берингова моря // Вopr. Рыболовства. 2000.Т. 1. Вып. 3-4. Ч. 1. С. 26-35.

Дегтев В.А., Шевляков А.И., Малых Е.А., Дубынин К.И. Опыт оценки численности молоди и производителей тихоокеанских лососей гидроакустическим методом на путях миграции в пресноводных водоёмах // Изв. ТИНРО, 2012. Т. 170. С. 113-135.

Дехтарьев П.А., Шерман И.М., Филипенко Ю.В., Яржомбек О.О., Вовченко С.Г. Фізіологія риб. Практикум. Київ: «Вища школа» 2001.127 с.

Дмитриева Т.М., Воинова И.В. Созревание хемосенсорно направляемых реакций молоди байкальского омуля // Поведение и распределение молоди рыб. Изд. ИЭМЭЖ АН СССР. М.:1984.С.108-121.

Дмитриева Т.М., Остроумов В.А. Роль химической коммуникации в репродуктивном поведении бычка-желтокрылки *Cottocomephorus greminski* // В сб. «Морфология и экология рыб». Изд. «Наука». Новосибирск:1978. С.97-110.

Дука Л.А., Синокова В.И. Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях. Изд. «Наукова думка», Киев: 1972. 133 с.

Дьяков Ю.П. Камбалообразные дальневосточных морей России. Изд. КамчатНИРО. Петропавловск-Камчатский: 2011. 426 с.

- Ермаков Ю.К., М.А. Степаненко Ю.К. Биология оregonской мерлузы. В сб. «Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана». Изд. ДВУ. 1991. С.44-65.
- Евзеров А.В. Оценка достоверности результатов разовых аэровизуальных учетов лососей // Изв. ТИНРО. 1973.Т. 86. С. 113-118.
- Еловенко В.Н. Коменсализм у рыб // Природа. 1995. № 8. С. 103-104.
- Енур И.В., Баланов А.А. Видовой состав и сезонная динамика ихтиопланктона прибрежной зоны залива Петра Великого Японского моря в 2007-2008 гг. // Вопр. Ихтиол. 2015. Т. 55. № 4. С.397-419.
- Ерохин В.Г., Шершнев В.И. Динамика потребления и расходования энергии молодью горбуши в период осенних морских миграций // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2005.С. 234-349.
- Есин Е.В., Чалов С.Р. Формирование завалов древесной растительности на реках Камчатки и их роль в распределении молоди рыб // Экология. 2011.Т. № 1. С. 49-56.
- Ефимкин А.Я. Питание сайки в Беринговом и Чукотском морях // Изв. ТИНРО, 2013, Т.173. – С.184-192.
- Ефимкин А.Я. Питание мойвы в Беринговом Охотском и Чукотском морях // Изв. ТИНРО, 2013А, Т.173. – С.193-208.
- Жуйков А.Ю. Особенности условно-рефлекторной деятельности молоди атлантического лосося в связи с проблемой воспроизводства // Автореферат канд. дисс. М.: 1986. 14 с.
- Журавлёва Н.Г. Нерест морской камбалы в экспериментальных условиях // Рыбное хоз. 1985. № 7. С. 17-23.
- Зайцев В.П., Радаков В.Д. Использование подводных лодок для научных рыбохозяйственных исследований // Сб. «Советские рыбохозяйственные исследования в морях европейского севера». М.: 1960. С. 463-466.
- Заферман М.Л. Особенности подводного фотографирования в косяках промысловых рыб // В сб. «Морские подводные исследования». М.:1969. С.224-229.
- Заферман М.Л. Подводные исследования биологических ресурсов океана // Природа.1983. № 11. С. 11-22.
- Зданович В.В., Пушкарёв В.Я. Поведение и энергобюджет молоди рыб в термоградиентном поле // В сб. «Поведение рыб».Изд. АКВАРОС. М.:2010. С.79-84.
- Зимин А.В. Влияние естественных электромагнитных полей на поведение рыб и ракообразных // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.: 2005. С. 171-173.
- Золотов О.Г. Новые данные о пространственном и батиметрическом распределении северного одноперого терпуга// Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Тез. конференции. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс 2013. С 262-265.
- Золотов О.Г., Токранов А.М. Особенности питания терпугов и получешуйников в верхней сублиторали Восточной Камчатки // Вопр. Ихтиол. 1991. Т. 31. Вып. 1. С. 130-137.
- Золотов А.О., Терентьев Д.А., Спиринов И.О. Состав и современное состояние сообщества демерсальных рыб Карагинского и Олюторского заливов. Изв. ТИНРО. 2013. Т. 174. С. 85-103.
- Зуев Г.В. Внутривидовая дифференциация и распределение европейского анчуса в Черном и Азовском морях // Морск. Эколог. журн. 2014. Т. 13. № 3. С. 19-31.
- Зуев Г.В., Салахова Л.П. Промысловая ихтиофауна шельфовой зоны Аравийского моря // Биол. моря. 1970. Вып. 21. С.229-236.
- Зуссер С.Г. Суточный ритм поведения рыб // В сб. «Изучение поведения рыб в связи с совершенствованием орудий лова». М.: Наука.1977. С. 52-59
- Зюганов В.В. Исследование механизмов экологической и репродуктивной изоляции между формами (*trachurus*, *leirus*, *semiarmatus*) трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (*Gasterosteiformes*, *Gasterosteidae*) из двух географических районов// Зоол. Журн. 1988. Т. 68. Вып.5. С. 717-727.
- Иванков В.Н., Иванкова З.Г. Половой диморфизм у камбал подсемейства *Pleuronectinae* // Биология моря. 1996. Т. 22. Вып. 5. С.328-329.

- Иванов П.П. Сезонная изменчивость распределения личинок и мальков тихоокеанской сайры (*Cololabis saira*) в зависимости от меандрирования осевой струи Куросио к югу и востоку от Японии // Изв. ТИНРО, 1994, Т.115. С. 108-117.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. Влияние температурного режима на особенности распределения и роста щуки *Esox lucius* в Рыбинском водохранилище // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.; 2005. С. 185-189.
- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания. Наукова думка. Киев: 1955. 252 с.
- Извеков Е.И. Методические аспекты оценки чувствительности рыб к электрическим полям // В сб. «Проведение и распределение рыб». Борок:1986. С.41-57.
- Извеков Е.Н., Непомнящих В.А. Асимметрия поведенческих реакций плотвы *Rutilus rutilus* (L) на незнакомый объект // Биология внутренних вод. 2013. № 4. С.68-73.
- Ионас В.С. Исследование поведения бычков в зоне действия донного невода // Рыбное хозяйство 1960 № 2. С.
- Карамушко Л.И. Биоэнергетика рыб северных морей. М.: Наука 1907. 254 С.
- Карманова И.Г., Тишков Е.С., Попова Д.И. Видовые особенности суточной периодики двигательной активности и покоя у черноморских рыб // Жур. Эволюц. Биох. Физиол. 1976.Т. 12. № 5.С. 486-488.
- Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 165 С.
- Карпенко Э.А, Лапишин О.М., Акишин В.В. Определение размерного состава скопления по характеристикам улова. Международный дом сотрудничества. М.: 2000. 30 с.
- Карпенко Э.А, Лапишин О.М., Герасимов Ю.В. Исследования поведения рыб при взаимодействии с моделью трала // Вопросы теории и практики рыболовства. Изд. ВНИРО. М.: 1998. С.31-42.
- Касумян А.О. Вкусовые предпочтения и вкусовое поведение у рыб // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.; 2005. С. 225-227.
- Касумян А.О. Звуки и звукогенерация у рыб. МГУ. 2008. 115 с.
- Касумян А.О. Звуковая сигнализация у рыб. МГУ. 2009. 156 с.
- Касумян А.О. Тактильная рецепция и поведение рыб. М.: Макспресс, 2011.161 с.
- Касумян А.О., Михайлова Е.С. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение трёхиглой колюшки бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Вопр. Ихтиол. 2014.Т. 54. Вып. 4. С. 446-449.
- Касумян А.О., Тинькова Т.В. Распространение детеррентов как способа защиты у гидробионтов коралловых рифов Вьетнама // ДАН. 2014. Т. 454. № 2. С.237-240.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. Избирательное питание рыб: влияние пищевой и оборонительной мотиваций, вызываемых натуральными запахами // ЖОБ. 2015. Т. 76. Т№ 3. С. 195-211.
- Кашин С.М., Малинин Л.К., Орловский Г.И., Поддубный А.Г. Поведение некоторых рыб во время охоты // Зоол. Журн.1977. Т. 56. Вып. 9. С. 1328-13-34.
- Кашин С.М., Малинин Л.К., Орловский Г.И. Бросок плотвы на неподвижный пищевой объект // Инф. Бюлл.ИБВВ АН СССР. 1978. № 37. С.60-63
- Ким Л.Н. Навага Уссурийского залива // Известия ТИНРО. 2012. Т. 168. – С.89-98.
- Ким Мин Су. Некоторые данные о дальневосточной скумбрии и минтае. М.: 1957. 20 с.
- Ким Сен Ток, Ким А.М. Пространственное распределение и некоторые стороны биологии северной тихоокеанской песчанки *Ammodites hexapterus* в водах острова Сахалин и Курильских островов по данным 1980-2010 гг. // Известия ТИНРО. 2012, т.171. С.69-84.
- Ким Сен Ток. Пространственное распределение и многолетняя динамика биомассы демерсальных рыб в зоне Восточно-Сахалинского течения (Охотское море) // Вопр. Ихтиологии. 2014.Т. 54. № 6. С. 672-681.
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Черишкевич Ф.Г. Особенности миграционного поведения горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в период захода из моря в реку // Материалы докл. V Всерос. Конф. «Поведение рыб». Борок: 2014. С.107-112.
- Климов А.В., Субботин С.И., Смородина А.Ф., Урусов Л.Ф., Тепнин О.Г. Результаты учетной траловой съемки в эпипелагиали прибрежных вод Западной Камчатки в 2014 г // Вестн. Камч. Тех. Унив. 2014. В. 30. С. 71-80.

- Кокорин Н.В., Ефанов С.В., Леонтьев С.Ю. Опыт использования плавучих устройств для концентрации пелагических объектов промысла // Сб. науч. тр. ВНИРО « Искусственные рифы для рыбного хозяйства» М.: 1990. С.193-213.
- Колтаков Н.В., Милованкин П.Г. Результаты мечения рыб в заливе Петра Великого в 2007-2008 гг. // Известия ТИНРО. 2009, т. 158.- С. 142-159.
- Колтачков И.В. Процесс формирования улова в траловых системах // Сб. науч. трудов ПИНРО. 1990. С. 20-23.
- Комаров В.Т. Скорости движения нектонных животных. Наукова думка. Киев: 1976. 98 с.
- Константинов К.Г. Жизнь, промысел и использование акул. Изд. ПИНРО. Мурманск 1970. 101 с.
- Коротков В.К. Изучение поведения рыб с целью совершенствования орудий и тактики лова // Тр. Всес. Совещ. по воспроизводству рыб. М.: 1991. С. 151-152.
- Коротков В.К. Реакция рыб на трал, технология их лова. «Страж Балтики». Калининград:1998. 397 с.
- Коротков В.К. Распределение и поведение окуня-клювача в море Ирмингера // Вопросы теории и практики пром. рыболовства. М.: ВНИРО 1998. С. 83-85.
- Коротков В.К. Особенности поведения перуанской ставриды по отношению к системе «судно-трал» в юго-восточной части Тихого океана // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.: 2010. С.147-151.
- Коротков В.К., Кузьмина А.С. Трал, поведение объекта лова и наблюдения за ним. М.: Пищевая промышленность 1972. 260 с.
- Коротков В.К., Якимовец А.В. Характеристика скоплений тупорылого макрураса и его поведение относительно трала // Сб. научн. трудов ВНИРО. 1985. С. 122-130.
- Красюк В.К. Индивидуальное оборонительное поведение рыб: возможности типологического описания и практического применения в аквакультуре // Тр. Всес. Совещ. По Вopr. Повед. Рыб. М.: 1991. С. 261-273.
- Кровопускова У.В., Масюткин Е.Р., Соков А.В., Шабаетов М.К. Характеристика питания ряпушки (*Coregonus albula*) озера Виштынецкого (Калининградская область) // Научная конференция. Водные биологические ресурсы, аквакультура и экология водоемов. Калининград 2013.- С. 72-75.
- Крогуис Ф.В., Остроумов А.Г. Применение аэрометодов для оценки заполнения нерестилищ тихоокеанскими лососями // Сб. «Применение аэрометодов в ландшафтных исследованиях». 1961. С. 132-145.
- Крохин Е.М., Крогуис Ф.В. Очерк оз. Курильское и биологии красной (*Oncorhynchus nerka*) в его бассейне // Тр. Тихоокеанского комитета. 1937. С. 3-163.
- Крылов В.В. Магнитное поле как фактор среды в гидробиологических исследованиях // Материалы XV школы-конференции молодых ученых. Борок: 2013. С.18-28.
- Кудрин В.Д., Лебедев Е.А. Наставление по поиску и промыслу путассу. Изд. «Северьба». Мурманск, 1979. 166 с.
- Кудрявцев В.И. Дистанционный контроль и управление поведением гидробионтов. LAP. Saarbrücken 2013. 676 с.
- Кузнецов В.В. Изучение реакции рыбы на колебания канатных элементов // Вопросы теории и практики пром. рыболовства. М.: ВНИРО 1998. С. 163-167.
- Кузнецов И.И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. Тихоокеан. научн.-промысл. Станции. 1928. Т. 3. Вып. 2. С. 1-132.
- Кузнецов К.И., Груздева М.А., Малиютина А.М., Павлов Д.С., Савваитова К.А. О разнообразии нерестового поведения у кеты *Oncjrhynchus keta* (Walbaum) // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.; 2010. С. 178-182.
- Кузнецов М.Ю. Дистанция реагирования различных видов рыб на гидроакустические шумы промысловых и научно-исследовательских судов и допустимые уровни шума // Известия ТИНРО. 2011, Т.164. С.157-169.
- Кузнецов М.Ю., Басюк Е.О., Чульчиков Д.Н., Сыроваткин Е.В. Распределение и гидрологические условия обитания минтая в северо-западной части Берингова моря в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 174. С. 104-115.
- Кусто Ж.-К., Паккале И. Сюрпризы моря. Гидрометиздат. Л.: 1982. 300 с.

- Кучерявый А.В., Павлов Д.С., Савенков К.А. Нерестовое поведение у тихоокеанской миноги // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.: 2010. С.195-202.
- Кушнарченко А.И. Поведение молоди рыб у сетного полотна в зоне действия малькового трала // Вопр. Ихтиол. 1975. Т. 15. В. 5. С. 871-879.
- Лапшин О.М., Бугров Л.Ю., Рукишин И.И. Инженерная экология: создание искусственных биотопов у морских стационарных платформ Каспийского моря // Сб. науч. тр. ВНИРО. 1990. С.159-168.
- Лапшин О.М., Герасимов Ю.В. Особенности поведения промысловых рыб в зоне действия учетного ставного невода // Известия ТИНРО. 2008, Т.155. С.300-311.
- Лецева Т.С., Жуйков А.Ю. Обучение рыб. М.: Наука. 1998. 200 с.
- Макеенко Г.А., Волков А.А., Мюге Н.С., Зеленина Д.А. Полиморфизм локуса *Ran I* в популяции северо-восточной арктической трески в Баренцевом море и смежных водах // Генетика. 2014. Т. 50. № 12. С.1425-1439.
- Мак-Кормик Г., Аллен Т., Янг В. «Тени в море». Росбланкиздат. Санкт-Петербург: 1992. 140 с.
- Максимов В. Акулы Атлантического океана. Изд. ВНИРО. М.: 1968. 25 с.
- Малинин Л.К., Литвинов А.С. О вертикальном распределении рыб в глубоководных плёсах озёр и водохранилищ // Тр. Всес. совещ. по вопр. поведения рыб. М.: 1991. С. 61-74.
- Малинин Л.К., Поддубный А.Г., Сметанин М.Н. Основные закономерности распределения рыб в водохранилищах Волги и Дона // Тр. ИБВВ РАН СССР. 1987. Вып. 54. С. 207-231.
- Малинин Л.К., Базаров М.И., Голованов В.К., Линник В.Д. Влияние температуры воды на диапазон суточных вертикальных миграций рыб // В сб. «Поведение и распределение рыб». Борок:1996. С. 103-118.
- Мамедов Ч.А., Касумян А.О. Реакция самцов осетровых рыб на половые феромоны самок // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.:2005. С.214-217.
- Мантейфель Б.П. Вертикальные миграции морских организмов // Тр. ИМЖ АН СССР. 1961. Вып. 39. С. 124-129.
- Маркевич А.И. Экологическая специализация у морских окуней рода *Sebastes* в заливе Петра Великого // Тр. Всес. Совещ. По Вопр. Повед. Рыб. М.: 1991. С. 121-130.
- Марковцев В.Г. Международная конференция «Экологическое взаимодействие искусственно разведенных и диких лососей» (Портленд, США) // Бюлл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: Изд-во ТИНРО, 2010. С. 64-74.
- Матковский А.К., Кочетков П.А., Степанова В.Б., Степанов С.Н., Абдуллина Г.Х. Экологическое обоснование рыбохозяйственной заповедной зоны и снижения антропогенной нагрузки на экосистему Обь-Тазовской области // Вестник рыбохоз. Науки. 2014. Т.1. № 2. С.12-26.
- Мельников С.П. Биологические основы регулирования промысла окуня-клявача в пелагиали северной Атлантики. ВНИРО М.: 2003. 26 с.
- Месяцев И.И. Поведение сельдей у азербайджанского побережья Каспия // В сб. Поведение промысловых рыб. Изд. ВНИРО. М.:1985. С.3-25.
- Микулин А.Е. Зоогеография рыб. ВНИРО. М.: 2003. 365 с.
- Михеев В.Н. Внутренняя карта рыб // Природа. 1991. № 4. С. 54-66.
- Михеев В.Н. Интенсивность питания и поведение рыб при разной плотности корма // Тр. Всес. совещ. по вопр. повед. рыб. М.: 1991. С.169-180.
- Мори Х. Наука ужения рыбы (яп. яз.). Изд «Бурубакус». Токио: 1970. 266 с.
- Мочек А.Д. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. Изд. «Наука». М.: 1987. 270 с.
- Мочек А.Д. О семейных группах рыб // В сб. Поведение животных. Изд «Наука». М.:1972. С.33-34.
- Мочек А.Д., Сильва А. Групповое поведение рыб рода *Hemulon* // Вопр. Ихтиол. 1975. Т. 15. В. 5. С. 880-883.
- Мухамедияров Ф.Б. Миграционные пути мелких беломорских сельдей на основе мечения // В сб. «Исследование фауны морей». Л.: 1975. «Наука». С. 109-125.

- Мягков Н.А. Акулы: мифы и реальность. «Наука». М.:1992.160 с.
- Назаров Д.Ю., Звездин А.О., Кучкрявый А.В., Павлов Д.С. Некоторые особенности биологии ранних личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* в бассейне реки Черная // Материалы докл. V Всерос. Конф. «Поведение рыб». Борок: 2014. С. 181-185.
- Натензон М.М. Использование поведения ранней молоди кеты и радужной форели в потоке воды у сетчатых заграждений // Биологические основы применения рыбозащитных и рыбопропускных сооружений. М.: Изд. ВНИРО, 1978. С.138-147.
- Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока // Камчатский печатный двор. Петропавловск-Камчатский. 2001.333 с.
- Нгуен Данг Ким, Бухарин П.И. Исследование некоторых экологических факторов на распределение пелагических рыб в Южно-Китайском море (на примере тунцов // Вестник Астраханского ГТУ. 2014. № 2. С.13-20.
- Некрасов В. Ставриды мирового океана. Изд. ВНИРО. М.:1994. 228 с.
- Нигматуллин Х.М. Типы эколого-поведенческих стратегий и направлений нектогенеза зунектона океанических рыб // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.; 2010. С. 301-305.
- Николаев А.В., Кузищев М.Ю., Сыроваткин Е.В. Акустические исследования сайки в российских водах Берингова и Чукотского морей в 1999-2007 гг. // Известия ТИНРО. 2008, т. 155. С.131-143.
- Новиков Н.П. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. Пищевая промышленность. М.:1974. 308 с.
- Новожилов Е.П. Изменение формы стены закидного речного невода и поведение рыб в его зонах // Вопросы теории и практики пром. рыболовства. М.: ВНИРО 1998. С. 110-114.
- Норинов Е.Г. Поведение минтая в разноглубинном трале //В сб. «Совершенствование и создание орудий лова». Изд. ТИНРО. Владивосток: 2010. С. 22-28.
- Поскова Е.Д. К вопросу о питании личинок снетка Курского залива // Труды АтлантНИРО . 1969. Т. 25. С. 174-178.
- Овчинников В.В. Гидрофизические ориентиры при миграциях рыб. // Труды АтлантНИРО. 1967. Вып. 69. С. 50-63.
- Овчинников В.В. Миграции и стайное поведение тунцов // Сб. научн. трудов ВНИРО. 1985. С.101-112.
- Овчинников В.В., Возмитель Е.А. Поведение некоторых видов рыб в зоне действия источников света // Труды АтлантНИРО. 1971. Вып. 36. С. 24-35.
- Овчинников В.В., Галактионов Г.З., Полонников Р.И., Еришов Л.А. Исследование ориентации европейского речного угря в миграционный период // Труды АтлантНИРО. 1971. Вып. 36. С.11-23.
- Ожигин В.К., Лука Г.И. Некоторые особенности миграций мойвы в зависимости от тепловых условий в Баренцевом море. В сб. «Биология и промысел мойвы Баренцева моря». Изд. ПИНРО. Мурманск:1985. С.153-168.
- Ольшанский В.М. Синхронизация поведения нереста у клариевых сомов // Материалы докл. V Всерос. Конф. «Поведение рыб». Борок:2014. С.192-201.
- Орлов А.М., Токранов Н.П. Распределение и некоторые черты биологии и динамики уловов желтоперой, четырехбугорчатой, сахалинской и колючей камбал в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Вестник Астраханского ГТУ. 2014. № 3. С.29-51.
- Осипов В.Г. Биология и промысел тунцов и других пелагических рыб северо-восточной части Индийского океана // Труды ВНИРО. 1968. Т.64. Вып. 1. С. 300-321.
- Очинская Е.И. Групповое поведение рыб при решении экстраполяционной задачи //В сб. Поведение животных. Наука. М.:1972. С. 41-43.
- Павлов Д.С. О взаимосвязи особенностей проявления безусловно-рефлекторной реакции на течение с экологией животного // В сб. Поведение животных. «Наука». М.:1972. С. 43-45.
- Павлов В.П., Бурыкин С.Н. К вопросу о питании антарктического клыкача в индийском секторе и в тихоокеанской части Антарктики // Научная конференция.

Водные биологические ресурсы, аквакультура и экология водоёмов. Изд. КГТУ, Калининград: 2013.- С. 85-89.

Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарёв В.Ю. Агрессивное поведение как механизм пространственной дифференциации молоди лососевых рыб на примере черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* (Salmonidae) // Вопр. Ихтиол. 2014. Т. 54. № 2. С. 216-224.

Павлов Д.С., Лундин А.И., Костин В.В. Механизмы покатной миграции рыб // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.; 2005. С. 420-431.

Павлов Д.С., Наумов Д.Ю., Звездин Ф.О., Кучерявый А.В. Покатная миграция ранних личинок европейской миноги *Lampetra fluviatilis* // ДАН 2014. № 2. С.248-251.

Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. Миграции рыб в зарегулированных реках. Изд. КМК. М.: 2014. 412 с.

Павловская Р.М. О размножении черноморского шпрота//ДАН СССР. 1952. Т. 82. Вып. 1. С. 267-272.

Паренский В.А. Экология нереста нерки. Владивосток: Дальнаука, 1992.113 с.

Парин Н.П. Рыбы открытого океана. «Наука» М.: 1988. 271 с.

Пастырев В.А. Материалы по применению аэровизуальных методов в рыбохозяйственных исследованиях в СЗ части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2007.Т. 148. С. 42-56.

Пахоруков Н.П., Парин Н.П., Цаин С.А., Данилюк О.Н. Результаты визуальных наблюдений из ПОА «Север-2» на хребте Вавилова (Атлантический океан) // Морский экологичний журн. 2014. Т.13. № 4. С.15-31.

Педченко А.П., Карсаков А.Л., Педченко А.П., Корсаков А.Л., Гузенко В.В. Влияние океанографических условий на распределение и промысел трески в Медвежинско-Шпицбергенском районе Баренцева моря // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.; 2005. С. 437-441.

Пентегов Б.П., Ментов Ю.Н., Курнаев Е.Ф. Физико-химическая характеристика нерестово-миграционного голодания кеты // Изв. Тихоокеан. научно-промысл. Станции. 1928. Т. 2. Вып. 1. 50 с.

Пильгуй В.А. Распределение и миграции севрюги в Каспийском море // Тр. Всес. Совещ. По Вопр. Повед. Рыб. М.: 1991. С. 34-45.

Поддубный А.Г. Некоторые результаты дистанционных наблюдений за поведением мигрирующих рыб. // В кн. Труды совещания по бионике. «Наука». М: 1963. С. 122-130.

Полутов И.А., Папкеев Е.И. Миграции камбал в прибрежных водах Камчатки // Вопр. Ихтиол. 1967. Т. 7 Вып. 3. С. 529-539.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоёмах. Агропромиздат. М.:1988. 223 с.

Помозов А.А. Особенности распределения беспузырного окуня на поднятиях Китового хребта // Сб. науч. тр. ВНИРО. М.: 1989. С. 94-96.

Пономарёв Е.И., Пузиков И.В. Эффективность использования вкусовых добавок при кормлении разных видов осетровых рыб // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.; 2005. С. 447-449.

Пробатов А.Н., Пунышев В.А. О поведении рыб у западных берегов Африки // Труды Калининградского ТИРПИХ. 1968. Вып. 20. С. 26-62.

Пробатов А.Н., Пунышев В.А. О поведении некоторых видов рыб у западного побережья Африки // Труды Калининградского ТИРПИХ. 1972, вып. 40. С. 15-20.

Протасов В.Р. Биоакустика рыб. Изд. Наука. М.: 1965. 207 с.

Протасов В.Р. Поведение рыб. М.: Наука, 1978. 295 с.

Пунышев В.А. Результаты подводных наблюдений реакции морских промысловых рыб на электрическое поле, свет и ток // В сб. «Поведение и рецепция рыб». Изд. Наука. М.:1978. С. 62-67.

Пунышев В.А. Многовидовые поведенческие группировки океанических рыб // В кн. «Биологические ресурсы открытого океана». «Наука», М.: 1967. С. 93-106.

Пуцин О.Н., Соломов С.Ф., Будников Л.Л., Надточий В.Р. Питание и пищевые отношения камбал залива Петра великого (Японское море) в летний период // Известия ТИНРО. 2012, т.171. – С.69-84.

- Пшеничный Б.П. Биология и промысел рыб материкового склона и подводных возвышенностей. Изд. ВНИРО. М.: 1981. 54 с.
- Пшеничный Б.П., Асоров В.В. Рост мерлузы в районе побережья юго-западной Африки // Труды АтлантНИРО. 1971. Вып. 41. С. 43-52.
- Радаков Д.В. Стайность рыб как экологическое явление. Изд. Наука. М.: 1972. 100 с.
- Радаков Д.В. О реагировании верховки на группу рыб того же вида в зависимости от расстояния // Инф. Бюлл. ИБВАН СССР 1979, в. 43. С. 46-49.
- Рекубратский В.А. Экологические стереотипы пищедобывательного и защитного поведения рыб // В сб. «Поведение и рецепция рыб». Изд. Наука. М.: 1967. С. 121-125.
- Рослий Ю.С. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Изд. ХФТИНРО, 2002. 210 с.
- Руднев В.Г., Соколов К.М. Пассивные орудия лова в прибрежном рыболовстве на Мурмане // В кн. «Биологические ресурсы промысла у берегов Мурмана» Изд. ПИНРО. Мурманск: 2013. С.45-56.
- Русяев С.М. Оценка численности пинагора водолазным способом // Вопросы рыболовства. 2011, т. 12, № 3. С. 605-611.
- Русяев С.М., Зуев Ю.А. О типах поведения и оборонительных реакциях пинагора в период заботы о потомстве // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.: 2005. С. 450-453.
- Савельев С.К., Черников В.П. Длиннокрылая акула *Carcharinus longimanus* может использовать воздушное обоняние для поиска пищи // Вопр. Ихтиол. 1994. Вып. 34. № 2. С. 219-225.
- Савин А.Б. Распределение и миграции тихоокеанской тески в дальневосточных водах России // В кн. «Тихоокеанская треска дальневосточных вод России». ВНИРО. М.: 2013. С.23-80.
- Саускан В.И., Серенко В.А. Наблюдения за полётом и стаеобразованием некоторых видов летучих рыб Центрально-Восточной Атлантики // Труды АтлантНИРО. 1971. Вып. 36. С. 149-153.
- Сбкин Ю.Н. Возрастные изменения зрения рыб в связи с особенностями их поведения. Изд. «Наука». М.: 1980. 85 с.
- Свирский А.М. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // В сб. «Поведение и распределение рыб». Борок: 1996. С. 140-152.
- Свирский А.М. Суточный ритм активности окуня // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.: 2005. С. 401-405.
- Селецкая А.В. Эффективность нереста салаки по годам и оценка состояния ее запасов в юго-восточной части Балтийского моря // Труды АтлантНИРО. 1969. Т. 21. С. 102-112.
- Селецкая А.В. Распределение, биологическая характеристика и состояние запасов кильки в южной и центральной частях Балтийского моря в 1964 г. и перспективы ее промысла в 1986 и 1967 гг. // Труды АтлантНИРО. 1969А. Т.21. С.113-132.
- Серебров Л.И. О некоторых особенностях поведения сайки в разное время суток // Тр. ПИНРО. 1973. Вып. 33. С. 216-214.
- Серебров Л.И. Зависимость плотности стай от размера рыб // Вопр. Ихтиол. 1976. Т.16. Вып.1. С.153-157.
- Серебров Л.И. О плотности стай каспийской анчоусовидной кильки // Рыбное хоз. 1976. № 10. С. 53-55.
- Серебров Л.И. Определение плотности и размерного состава скопления черного палтуса методом подводной видеосъемки // Вопр. Рыболовства. 2000. Т. 1. Вып. 2-3. С. 117-118.
- Серебров Л.И., Садохин М.Е. Влияние длины кабелей на величину и размерный состав уловов трески и пикши донным тралом // Сб. науч. тр. ПИНРО. 1990. С. 227-233.
- Сечин Ю.Т. Биоресурсные исследования на внутренних водоёмах. «Эйдос». Калуга: 2010. 202 с.
- Сиделева В.Г., Фиалков В.А. Фауна коттоидных рыб (Cottidae) в районе метанового сипа в абиссали оз. Байкал // ДАН. 2014. Т. 459. № 5. С. 651-653.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы. Изд. КМК. М.: 2014. 346 с.
- Силотти А. Рыбы Красного моря. Изд. «Geoda». Verona: 2003. 289 с.

Скорняков В.И. Балтийская треска и ее разведка. Калининградская правда. Калининград: 1958. 55 с.

Смирнов А.А. Биология, распределение и состояние запасов гижигинско-камчатской сельди. Изд. МагаданНИРО. Магадан: 2014. 170 с.

Смирнов А.К., Гарин Д.В., Русанова П.В. Поведение молоди карпа в термоградиентной среде с разным количеством кормовых ресурсов // Материалы 18 конфер. молодых ученых «Биология внутренних вод». Борок: 2013. С. 250-253.

Солдаткин Е. Так ли опасна белая акула? // Рыбн. хоз. 1991. № 11. С. 82-84.

Сорокин М.А. Состояние и некоторые направления исследований промысловой биоакустики // Сб. науч. тр. ПИНРО. 1990. С. 194-203.

Сорокин М.А., Пенкин С.И., Лебедева А.Н. Влияние низкочастотных акустических сигналов на поведение некоторых пелагических рыб // Рыбн. хозяйство. 1986. № 10. С. 33-35.

Старовойтов А.Н., Шейбак А.Ю., Ванин Н.С. Результаты тралового учета предандромной горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в северо-западной части Тихого океана в июне-июле // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: Изд-во ТИНРО, 2010. С. 75-88.

Стафикопуло А.М. Применение электрического света для повышения эффективности промысла в Азовском море // Тр. ЮжНИРО. 2014. № 3. С. 54-60.

Стрекалов В.А. О направляющем действии крыла ставного невода // Сб. науч. тр. ПИНРО. 1990. С. 144-146.

Сумерин В.А., Колодницкий Б.В. Методические особенности изучения зоопланктона из подводных обитаемых аппаратов // Сб. Науч. Тр. ВНИРО. 1989. С. 5-10

Татарников В.А., Истомен И.Г. Особенности поведения минтая в зоне действия разноглубинного трала по результатам подводных наблюдений // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.: 2010. С. 407-411.

Темных О.С. Пространственное распределение сеголеток минтая в Охотском море // Биология моря. 1990. № 5. С. 59-64.

Терентьев Д.А., Дунаев Р.В., Горба Е.В. Прилов демерсальных видов рыб при ловушечном лове краба у западного и восточного побережья Камчатки в 2010 и 2012 гг. // Сб. научн. трудов КамчатНИРО. 2013. Вып. 30. С. 100-104.

Тинькова Т.В., Касумян А.О. Вкусовая привлекательность разных гидробионтов для пресноводных рыб // Материалы XV школы-конференции молодых ученых. Борок: 2013. С. 379-382.

Ткаченко В.А. О подъёме камбалы-тюрьбо в поверхностные слои воды // Труды АтлантНИРО. 1971. Вып. 41. С. 170-172.

Толкунов А.Е. Параметры распределения стай черноморского шпрота // Рыбпром. 2009. № 4. С. 46-48.

Трвидиене Д., Федотов Е.А. Оценка численности и биомассы шпрота в исключительной экономической зоне Литвы Балтийского моря // Научная конференция. Водные биологические ресурсы, аквакультура и экология водоёмов. Изд. КГТУ, Калининград: 2013. С. 121-124.

Туранов С.В., Картавцев Ю.Ф. Таксономический состав и распространение рода *Ammodontes* (Perciformes, Ammodontidae) в северной части Тихого океана // Биология моря. 2014. Т. 46. № 6. С. 455-461.

Фадеев Н.С. Северотихоокеанские камбалы. Агропромиздат. М.: 1987. 175 с.

Фадеев Н.С. Промысел, популяционный состав и биология минтая в сахалинско-курильско-хокайских водах // Известия ТИНРО. 2006. Т. 147. С. 3-35.

Фигуркин А.Л., Найдено С.Д. Пространственное распределение горбуши в зоне субарктического фронта в зимне-осенний период // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 174. С. 69-84.

Фигуркин А.Л., Николаев А.В. Термохалинные характеристики вод в горизонтах обитания минтая Охотского моря в весенний период // Вопр. пром. океанол. 2013. Вып. 10. С. 162-178.

Филатов В.И. Случайности и закономерности в миграциях пелагических стайных планктоноядных рыб на примере тихоокеанской сайры // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.: 2010. С. 317-421.

Филин А.А. О возможности искусственной концентрации мелких мезопелагических рыб // Сб. науч. тр. ВНИРО. 1990. С. 168-177.

Фукс Г.В. Биологическая характеристика полярной камбалы в акватории о. Кий Онежского залива Белого моря // Научная конференция. Водные биологические ресурсы, аквакультура и экология водоёмов. Изд. КГТУ, Калининград: 2013. С. 127-129.

Хайнд Р. Поведение животных. М.: Мир, 1975. 1123 с.

Хен Г.В. Роль водных масс в формировании изолированных скоплений икры минтая в юго-восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. 1994. Т. 115. С. 174-175.

Ходоровская Р.П., Калмыков В.А., Сафаралиев И.А., Коноплева И.В. Влияние факторов среды на распределение осетровых Каспийского моря. Материалы конф. «Поведение рыб». Борок: 2014. С. 282-287.

Чебанов И.А. Поведение, ассортативное скрещивание и успех в нересте кижуча *Oncorhynchus kisutch* в естественных и экспериментальных условиях // Вопр. Ихтиол. 1990. Т. 30. В. 4. С. 644-653.

Черноок В.И., Забавников В.Б. Авиационные исследования в интересах рыболовства // В сб. «Дистанционные методы мониторинга пром. районов мирового Океана в задачах информационной поддержки» № М.: 1997. С. 134-153.

Чистякова А.И., Бугаев А.В. Применение результатов отолитного маркирования для определения происхождения и путей миграций заводской молоди горбуши и кеты в Охотском море в осенний период // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 173. С. 77-118

Чернецов В.В. Поля скоростей в зоне трала как важный фактор влияющий на поведение облавливаемых рыб // Рыбное хозяйство. 2013. № 3. С.91-93.

Чернова Н.В. Новый вид рода *Careproctus* (Lipatridae) из Карского моря с замечаниями о спонгиозии – репродуктивном коменсализме рыб и губок // Вопр. Ихтиол. 2014. Т. 54. № 5. С. 508-614.

Черняев Ж.А. Воспроизводство байкальского омуля. Легпищепром. М.: 1980. 128 с.

Чудов В.В. Методика измерения освещенности при исследовании ее влияния на организмы моря в естественных условиях // Труды КГТРПиХ, 1968. Вып. XX. С. 216-224.

Чуксин Ю.В. Условия промысла североморской сельди. Калининградское книж. изд. 1972. 238 с.

Цветков В.И. О возможности существования вертикальных миграций у некоторых закрытопузырных рыб // В сб. Поведение животных. Наука. М.: 1972. С. 126-128.

Цветков В.И. Некоторые закономерности гидростатики закрытопузырных рыб // Зоол. Журн. 1974. Т.53. Вып. 3. С. 1330-1340.

Цветков В.И. Влияние изменений плавучести закрытопузырных рыб на эффективность их оборонительно-пищевых взаимоотношений // Зоол. Журн. 1979. Т. 68. № 6. С.871-879.

Цесарский А. Диалоги о хариусе и ускуче // Диалоги о рыбалке. 2002. № 1. С. 28-32.

Швецов Ф.Г., Градаев Е.Б., Козловский А.Я. Влияние гидрологических факторов и структуры запаса на распределение, миграции и генетический состав скоплений шпрота Восточной Балтики // Тр. Всес. совещ. по вопр. повед. рыб. М.: 1991. С.15-33.

Шевляков Е.А., Золотухин С.Ф., Бугаев А.В., Винников А.В., Шевляков В.А., Травин С.А. Определитель основных источников травмирования тихоокеанских лососей. ВНИРО. М.: 2006. 78 с.

Шевляков Е.А., Харенко Ю.Б., Базаркин Г.В. Некоторые результаты исследования поклатной молоди тихоокеанских лососей р. Камчатки в современный период (2000-2010 гг.) // Сб. науч. тр. КамчатНИРО. 2014. Вып. 32. С. 35-48.

Шевченко А.И., Мизюркин М.А., Астафьев В. М., Волотов В.И. Возможности использования траловых систем при проведении учетных работ // Изв. ТИНРО, 2008, т. 155. С. 158-164.

Шерстков А.С., Сквородько А.А. Влияние абиотических факторов среды на ход зимовальной миграции беломорской речной камбалы *Platichthis flesus* в р. Онега // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.; 2005. С. 370-572.

Шерстков В.С., Шерстков А.С. Особенности поведения ершоватки в Кандалакшском заливе Белого моря // В сб. «Поведение рыб». Изд. АКВАРОС. М.; 2005. С. 577-578.

- Шнар В.Н., Ремесло А.В., Гулюгин С.Ю. Условия среды и особенности распределения пелагических рыб в исключительной экономической зоне республики Гвинея-Биссау в январе 2013 г. // Вопросы пром. океанол. 2013. Вып.10. С.151-161.
- Шпарковский И.А., Павлов И.Д., Чинарина А.Д., Трошичева Н.В. Действие аминокислот на поведение и висцеральные системы рыб // В сб. «Особенности биологии рыб северных морей». Наука, Ленинград.1983. С. 57-64.
- Шпарковский И.А., Муравейко В.М., Павлов И.Д., Чинарина А.Д., Бочаров Г.Д., Мокшин А.В., Трошичева Н.В. Сенсорные основы поведения атлантического лосося // В сб. Проблемы биологии атлантического лосося. Наука, Ленинград: 1985. С. 73-97.
- Шулейкин В.В. Физика моря. Наука. М.:1968. 1083 с.
- Шунтов В.П. Зигзаги рыбохозяйственной науки. Владивосток: Изд. ТИНРО, 1997. 366 с.
- Шунтов В.П. Неудачная попытка реанимации некоторых представлений середины прошлого столетия о морской экологии тихоокеанских лососей // Вопр. Рыболовства. 2014. Т. 15. Вып. 1. С.162-172.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Изд. ТИНРО. Владивосток: 1993. 425 с.
- Шунтов В.П., Родченко В.И., Личко В.В., Полтев Ю.В. Распределение лососей в западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период анадромных миграций // Вопр. Ихтиол. 1993. Т. 33. Вып. №. С. 337-347.
- Шунтов В.П., Темных О.С. Превышена ли экологическая емкость северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность // Изв. ТИНРО, 2004. Т. 138. С. 19-37.
- Шунтов В.П., Темных О.С. Анализ предпосылок и результатов лососевой путны-2011 // Бюлл. № 6 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: Изд-во ТИНРО, 2011. С. 3-9.
- Юданов К.И. Перспективы использования промыслово-акустических съемок в рыбном хозяйстве. Изд. ВНИРО. 2002. 50 с.
- Ярагина Н.А., Пономаренко В.П., Шмелев Н.С. Треска Баренцева моря. Мурманск: 1996. 256 с.
- Яржомбек А.А. Скорости миграций рыб с точки зрения энергетической оптимальности // Рыбное хозяйство 1965. № 5. С. 32-33.
- Яржомбек А.А. Скорости и энергетика движения рыб в экспериментальных условиях, в естественной среде и зоне орудий лова. Изд. ВНИРО, М.: 1974. 52 с.
- Яржомбек А.А. О циркуляционном маневре рыб // Рыбное хозяйство, 1974 А, №12. – С. 14.
- Яржомбек А.А. Скорость рыб в неподвижной стае // Рыбное хозяйство. 1974Б, № 8. – С. 23.
- Яржомбек А.А. Накормленность лососей из уловов дрейфтерных сетей // Водные биологические ресурсы, их состояние и использование. Аналитическая и реферативная информация. Вып. 1. М.: Изд. ВНИЭРХ, 2005. С. 8-13.
- Яржомбек А.А. Физиология рыб. Колос. М.: 2007. 200 с.
- Яржомбек А.А. «Роение» лососей перед нерестовой миграцией // Вопр. Рыболовства. 2009. Т. 10 № 1. С.172-173.
- Яржомбек А.А. Опресненные предустьевые пространства и лососевое хозяйство Дальнего Востока // Вопр. пром. ихтиологии. 2010. Вып. 7. №1. С. 257-262.
- Яржомбек А.А. Закономерности роста промысловых рыб. М.: Изд. ВНИРО, 2011. 182 с.
- Яржомбек А.А. Динамика попадания лососей в дрейфтерные сети // Вопр. рыболовства. 2011А. Т.11. №3. С. 612-615.
- Яржомбек А.А. Поведение лососевых рыб (Salmoninae) // Вопросы рыболовства. 2013 .Т.14. № 3. С. 387-405.
- Яржомбек А.А. Расстояние между рыбами в стае и возможности оценки их биомассы // Труды ВНИРО. 2015. С. 116-119.
- Яржомбек А.А., Кляшторин Л.Б. Об энергетических затратах на движение у рыб // В сб. «Энергетические аспекты роста и обмена водных животных». Наукова думка. Киев: 1972. С. 270-272.

- Яржомбек А.А., Кляшторин Л.Б. Гидрология нерестилищ и внутривидовая дифференциация лососей. В кн. «Лососевидные рыбы». Ленинград: «Наука». 1980. С.121-125.
- Яржомбек А.А., Лиманский В.В., Щербина Т.В., Бекина Е.Н., Лысенко П.В. Справочник по физиологии рыб. Агропромиздат, М.: 1985. 192 с.
- Яржомбек А.А., Лысенко П.В., Щербина Т.В., Бекина Е.Н. Методические указания по диагностике физиологического состояния личинок и сеголеток карпа. Изд. ВНИИПРХ. 1985. 18 с.
- Яржомбек А.А., Абрамов В.Г. Рыба с высоты птичьего полёта // Рыбное хозяйство. 2003. № 1. С. 73.
- Яржомбек А.А., Нестеров В.Д. Горбуша: вид сверху // Рыбное хозяйство. 2007. № 7. С. 61.
- Яржомбек А.А., Бадулин В.В. Мост как рыбоучетное сооружение // Рыбное хозяйство. 2008. № 6. С. 56.
- Яржомбек А.А., Датский А.В. К вопросу об уловистости орудий лова // Рыбное хозяйство. 2014, № 1. С. 67-69.
- Яржомбек А.А., Абрамов А.А. Оценка обилия лососей по данным уловов дрифтерных сетей // Вопросы рыболовства. 2014. № 1. С. 134-139.
- Alexeyev S.S., Gordeeva N.V., Matveev A.N., Samusenok V.P., Fokin A.I., Yuryev A.L. Three sympatric forms of arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) from lake Kamkanda, northern Transbaikalia // J. Ichthiol. 2014. V. 54. P. 387-412.
- Bachman R., Reynolds W., Casterlin M. Diel locomotor activity of wild brown trout (*Salmo trutta* L.) in an electronic shuttle-box // Hydrobiologia. 1979.V.66. N.1. P. 46-47.
- Backstrom T., Brannas E., Nilsson J., Magnhagen C. Behaviour, physiology and carotenoid pigmentation in arctic charr // J. Fish. Biol. 2014. V. 184. P. 1-9.
- Bakshantsev E. L. The introduction of pink salmon into the Kola peninsula // Salmon ranching. Acad. Press. London: 1980. P. 245-250.
- Baras E., Duque R., Legendre M. Do cannibalistic fish forage optimally? // Aquat. Liv. Res. 2014. V. 27. N.2 P. 51-62.
- Barlow G. Derivation of threat display in the grey reef shark // Mar. Behav. Physiol. 1974 V.3. N. 1. P.71-81.
- Becker C.D. Estimating red salmon escapements by simple counts from observations towers // US Fish. Wild. Service Fish. Bull. 1962. V. 61. P. 245-249.
- Benhaim D., Begout M., Peans S., Manca M., Brunet P. Impact of a plant based diet on behavioral and physiological traits in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) // Aquat. Living Resour. 2013. V. 26. P.121-131.
- Ben-Yami M. Attracting fish with light. Rome: FAO. 1988. 72 p.
- Bergland I., Lanquist H., Fangstam H. Downstream migration of immature salmon smolts blocked by implantation of androgen 11-ketoandrosterone // Aquaculture. 1994. V. 121. N. 1-3. P. 269-276.
- Beverton R. Three lectures on fisheries science. US Gov. Print. Office. NY. 2002. 161 p.
- Brander K. Patterns of distribution, spawning and growth in North Atlantic cod // ICES J. Mar. Sci. 1994. V. 198. P. 238-245.
- Brannon E., Lucchetti G., Ross S. Compass orientation of sockeye salmon fry from a complex river system // Canad. J. Zool. 1981. V. 59. # 8. P. 1548-1553.
- Brett J. Energetic response of salmon to temperature // Am. Zool. 1971. V.1 N. 11. P. 99-113.
- Brett J., Clarke W., Shellbourn J. Experiments on thermal requirements for growth and food conversion efficiency of Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // Canad. Tekh. Rpt. Fish. Aqu. Sci. 1982. V. 42. P. 1127-1129.
- Brett J., Shellbourn J. Shoop C. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in relation to temperature and ration // J. Fish. Res. Bd. Can. 1969. V. 26. P. 2363-2397.
- Broeder R. In situ observation of the association between juvenile fish and scyphomedusae // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1993. V. 163. P. 11-20.

- Bustard D., Narver D. Aspects of the winter ecology of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) // J. Fish. Res. Bd. Can. 1975. V. 32. N.5. P. 681-687.
- Bustard D., Narver D. Preferences of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and cutthroat trout (*Salmo clarki*) relative to simulated alteration to winter habitat // J. Fish. Res. Bd. Can. 1975a. V. 32. N.5. P. 667-680.
- Carey W. Comparative ontogeny of photobehavioural responses of charrs (*Salvelinus species*) // Environ. Biol. Fish. 1985. V. 12. N. 3. P. 189-200.
- Carey W., Noakes D. Development of photobehavioural responses of rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson // J. Fish. Biol. 1981. V. 19. N. 3. P. 285-296.
- Casaretto L., Picciulin M., Howkins A. Seasonal patterns and individual differences in the calls of male *Melanogrammus aeglefinus* // J. Fish. Biol. 2015. V. 87. N. 3. P. 659-663.
- Cavaliers M. Schooling behavior of fish: an opiate-dependent activity? // Behav. Neural Biol. 1981. V. 33. N. 4. P. 397-401.
- Chapman D. Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration // J. Fish. Res. Bd. Can. 1962. V. 19. P. 1047-1080.
- Chen Z., Devlin R., Farrell A. Upper thermal tolerance of wild-life, domesticated and growth hormone-transgenic coho salmon *Oncorhynchus kisutch* // J. Fish. Biol. 2015. N. 3. P. 763-773.
- Chiszar D., Robert W., Windell J. Aggressive behavior in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) of two ages // Behav. Biol. 1975. V. 15. N. 4. P. 423-431.
- Clua T., Galas J.-B., Werry J. Insight into cumulative intra-guild and intra-specific depredation among sharks // Cybium. 2014. V. 38. N. 4. P. 311-313.
- Colesante R. Behavior of muskellunge fry during yolk absorption and swim-up // N.Y. Fish and Game J. 1977. V. 24. N. 1. P. 94.
- Concalves C., Medeiros C., Abracado L., Acosta-Avales D. Magnetic material in the ocellar spot & lateral line of tomcod *Haemulon aurolineatus* // J. Fish. Biol. 2014. V. 85. P. 938-943.
- Corredir L. Notes on the behavior and ecology of the new fish-cleaner shrimp *Brachycarpus biunguiculata*. Crustaceana. 1978. V. 35. N. 1. P. 35-41.
- Cull W. Behavioral aspects of cannibalism in larval walleye // Can. J. Zool. 1980. V. 58. N. 8. P. 1504-1507.
- Chi Hin Lam, Galuardi B., Lutcavaye M. Movement and oceanographic associations of bigeye tuna (*Thunnus obscurus*) in the northern Atlantic // Fish. Aquat. Sci. 2014. V. 71. N. 10. P. 1529-1545.
- Davidson J., Davenport M., Arnekleiv J., Ronning L., Sjurdsen A., Koksvis J. Riverin & nearcostal migratory performance of hatchery brown trout *Salmo trutta* // J. Fish. Biol. 2014. V. 85. P. 586-596.
- DeRicco A. Life history of anadromous Dolly Varden (*Salvelinus malma*) in north-western Alaska // ISACF Inform. Series. 1991. N. 5. P. 45-53.
- Deutschlander M., Greaves D., Haimberger T., Hawryshyn C. Functional mapping of UV photosensitivity during metamorphic transition in a salmonid fish *Oncorhynchus mykiss* // J. Exp. Biol. 2001. V. 204. N. 8. P. 2401-2413.
- Dill L. Development of behavior in alevins of Atlantic salmon, *Salmo salar*, and rainbow trout *Salmo gairdneri* // Animal Behav. 1977. V. 25. N. 1. P. 116-121.
- Dill L. Aggressive distance in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Canad. J. Zool. 1978. V. 56. N. 6. P. 1441-1446.
- Dill L. Adaptive flexibility in foraging behavior of fishes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1983. V. 40. N. 2. P. 398-408.
- Dodson J., Dohse L. A model of olfactory-mediated conditioning of directional bias in fish migrating in reversing tidal currents based on homing migration of American shad (*Alosa sapidissima*) // Mech. Migrat. Fish. Proc. NATO Adv. Res. Inst. 1984. P. 445-459.
- Dorrien von C., Hammer C., Zimmermann C., Steptis D., Sturmer I., Kotterba P., Polte P. Review of herring *Clupea harengus* recruitment & early life stage ecology in the western Baltic sea // Acta Ichth. Pisc. 2013. V. 43. N. 3. P. 169-182.

- Drost M. Relation between aiming and catch success in larva fishes // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. V.44. N.2. P. 304-315.
- Fontaine M. Physiological mechanisms in the migration in marine and amphihaline fish // *Adr. Mar. Biol.* 1975. V.13. P.241-355.
- Forester R.E. The Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka* // Fish. Res. Bd. Canada Ottawa 1968. Bull. 162. 422 p.
- Fost B., Ferreri C. Ph preference and avoidance responses of adult brook trout *Salvelinus fontinalis* and brown trout *Salmo trutta* // J. Fish. Biol. 2015. V. 86. N. 3. P. 952-960.
- Fraser J. An attempt to train hatchery-reared brook trout to avoid predation of common loon // Trans. Amer. Fish. Soc. 1974.V. 193. N. 4. P. 815-818.
- Godin J. Ontogenetic changes in the daily rhythms of swimming activity and of vertical distribution in juvenile pinc salmon (*Oncorhynchus gorbusscha* Walbaum) // Canad. J. Zool. 1980. V. 58. N. 5. P. 745-753.
- Guldenschuh G. Sleeping behavior of some nearshore teleosts // Rapp et proc. verb. Reun. comis. Inst. expl. sci. Mer Mediterr. Monaco 1981.V. 27. N.5. P.189-190.
- Gunnes K. Effect of size grading young atlantic salmon (*Salmo salar*) on subsequent growth // Aquaculture. 1976. V. 9. N. 4. P. 381-386.
- Gushiyama K., Murakami K. Mixed-species groupings in reef fishes of Kuchierabu island // Jour. Fac. Appl. Biol. Hiroshima Univ. 1979. V. 18. Pp. 22-27.
- Harborn A. The ecology, behavior & physiology of fishes on coral reef flats & potential impacts of climate change // J. Fish. Biol. 2013, v.83. P. 417-427.
- Hedgest K., Abrahams M. Hypoxic refuges, predator-prey interactions and habitat selection by fishes // J. Fish. Biol. 2015. V. 86. N. 1. P.283-303.
- Hela I., Laevaste T. The influence of temperature on the behavior of fish. Helsinki: 1963. 103 p.
- Hidaka T., Maeda N. Aggression and function of color patterns *Oncorhynchus masou* // Abstr. 18-th Int. Ethol. Conf. S. 1. Sapporo: 1983. P. 125-130.
- Hidaka T., Ohsagi T., Kubomatsu T. Taste receptor stimulation and feeding behaviour in the puffer, *Fugu pardalis* // Chem. Sens. Flav. 1978.V. 3.N.4. P. 341-352.
- Hoar W. Smolt transformation, evolution, behavior and physiology // J. Fish. Res. Bd. Can. 1976. V. 33. P. 1233-1252.
- Hoar W. The endocrine system as a chemical link between the organism and its environment // Trans. Roy. Soc. Canada. Sec. III, Ser. IV. 1969. V. 3. P. 682-692.
- Hoar W., Rendal D. (ed.) Fish physiology. 1970. V. 3. Acad. Press. N.Y. 530 p.
- Holliday F., Tytler P., Young A. Activity level of trout (*Salmo trutta*) in Airthrey Loch, Stirling and Loch Leven // Proc. Roy. Soc. Edinburg. 1974. B. 74.N. 1. P. 315-331.
- Hourston A., Rosenthal H., Stacey N. Observations on spawning behavior of pacific herring in captivity // Meeresforschung. 1986-1987. V.25. N. 3-4. P. 156-162.
- Hunterford F. A comparison of the reaction of sticklebacks in different reproductive conditions towards conspecific and predators // Anim. Behave. 1976.V. 24. N. 3. P.694-697.
- Huntingford F., Hunter W., Braithwaite V. Movement and orientation in aquaculture and behavior. Wiley-Blackwell: 2012. 120 p.
- Ishihara T. Some conclusions about vertical movements of fish// Mar/ Sci. Mon. 1977. V. 9. N. 12. P. 35-40.
- Ishiwata N. Ecological studies on the feeding of fishes // Bul. Jap. Soc. Sci. Fish. 1979. V. 45. N. 10. P.1275-1276.
- Ishiwata N. On the relation between decline of biting in angling and appetite of fish school // La Mer. 1979A. T.17.N. 3. P. 145-148.
- Itoya K., Miyake H., Sadoyasu K., Miyashita K. Diel vertical migration of walleye Pollock (*Teragra halcogramma*) larvae and juveniles from the acoustic survey using a quantitative echosounder in the northern Japan sea of Hokkaido // Bull. Jap. Soc. Fish. Ocean. 2014. V.72. N.2/ P. 97-103.
- Jacobsen L., Berg S., Baktovt H., Skov C. Behavioral strategy of large perch *Perca fluviatilis* varia between mesotrophic and hypereutrophic lakes // J. Fish. Biol. 2015. V.86. N. 3. P.1016-1029.
- Jacobson S., Jarvi T. Antipredator betweende hos lax *Salmo salar* smalt en beskrimningav lakens *Lota lota* predator betweende // Zool. Reviv. 1976. V.38. N. 3. P. 57-70.

- Janssen J. Feeding modes and prey size selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*). J. Fish. Res. Bd. Can. 1976. V. 33. N. 9. P.1972-1975.
- Jones F.R.H. Fish migration. London: Arnold. 1968. -500 p.
- Jones F.R.H. A view from the ocean // Mech. Migr. Fish. Proc. NATO Res. Inst. 1984. NY. P. 1-26.
- Johnsson M., Ranaker L., Nilsson P., Bronnark C. Foraging efficiency & prey selectivity in a visual predator: differential effects of turbid & humic water // Can. J. Aquat. Sci. 2013/ V.7/ N 12/ P/ 1685-1690.
- Karas P., Lentoner H. Patterns of movement & migration of pike (*Esox lucius* L) in Baltic sea // Nord. J. Freshw. Res. 1993. V. 68. P. 72-79.
- Kawase H., Oka Y., Ito K., Ida A. Spawning behavior and paternal egg care in circular structured by pufferfish *Torainiger albomaculatus* // Bul. Mar. Sci. 2015. V. 91. N. 1. P. 33-43.
- Kikko T., Ishizaki D., Ninomida K., Kai Y., Fujioka Y. Diel patterns of larval drift of honmoro *Gnatopogon caeruleus* in an inlet of Ibanaku Lagoon, lake Biwa, Japan // J. Fish. Biol. 2015. V. 86. N. 1. P.409-415.
- Krol J., Flisiak W., Urbanowicz P., Ulikowski D. Growth, cannibalism and survival relations in larvae of european catfish *Silurus glanis*. Attempt to mitigate sibling cannibalism // Acta ichth.piscicult. 2014, V. 44. N. 3. P. 191-199.
- Kroneld R. A working model for the synchronization of light in phase shifting burbot *Lota lota* at polar circle // Rev. Roum. Boil. 1974. V. 20. N. 2. P.147-153.
- Kubo T. Ecological and physiological studies on the dolly warden char (*Salvelinus malma*) in lake Shikaribetsu, Hokkaido // Sci. Rpt. Hokkaido. Sal. Hatch. 1967// N. 21. P. 25-31.
- Kuyama Y., Ueda K. The optokinetic response of the rainbow trout *Salmo gairdneri* // Bull. Jap. Soc. Fish. 1984. V. 50. N. 6. P. 943-950.
- Kyle H.V. The biology of fishes. The MacMillan Co, NY:1926. 396 p.
- Lacroix G. Population-specific ranges of oceanic migration for adult atlantic salmon (*Salmo salar*) documented using pop-up satellite archival tags // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2013.V. 70. N. 7. P. 147-162.
- Lacroix G. Large pelagic predators could jeopardize the recovery of endangered atlantic salmon // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2014.V. 71. N. 3. P. 343-350.
- Liberoff A., Miller J., Riva-Rossi C., Hidalgo F., Fogel M., Pascual M. Transgenerational effects of anadromy of juvenile growth traits in an introduced population of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2014.V. 71. N.3. P. 398-407.
- MacGregor J. Synopsis on the biology of the jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) // Spec. Sci. Rep.-Fish. N. 526. Washington, D.C. 1966. 16 p.
- Magnusson J., Prescott J. Courtship, locomotion, feeding and miscellaneous behavior of pacific bonito (*Sarda chilensis*) // Anim. Behav. 1966. V.14. N. 1. P. 54-67.
- Maeda N., Hidaka T. Ethological function of the parr marks in the Japanese trout, *Oncorhynchus masou* f. *ishikawae* // Dobutsugaku zasshi. 1979. V. 88. N.1. P.34-42.
- Magurran A., Pitcher T. Shoal size in minnow and goldfish // Behav. Ecol. & Sociobiol. 1983.V. 12. N.2. P. 147-152.
- Major P. Predator-prey interactions in two schooling fishes *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus* // Animal behavior. 1978.V.26.N. 3. P.760-777.
- Malin M., Bazarin M., Borisenko E., Malina Y., Zhdanova A., Tsvetkov A. Vertical distribution and migration of vendace (*Coregonus albula*) in lake Pleshcheyevo // Abstr. 12-th Int. Symp. Boil. Managem. coregonid fishes/ 2014. P48-55.
- Mason J. Behavioral ecology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in small estuary // J. Fish. Res. Bd. Can. 1974. V. 31. P. 83-92.
- Matabos M., Piechard N., De Montigni F., Sarrazin P., Sarrazin J. The VENUS cabled observatory as a method to observe fish behavior and species assemblages in hypoxic fjord Saamish Inlet (British Columbia, Canada) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2015. V. 72. N. 1. P.24-36.
- Mather F. Transatlantic migration of two large blufin tuna // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1962.V. 27. N. 3. P. 325-327.
- Mathisen O. Photographic enumeration of red salmon escapement // Studies of Alaska red salmon. Sattle: 1962. P. 349-372.

- McKaye K. Field observation on deth feigning: a unique hunting behavior by predatory cichlid *Haplochromis livingstoni* of Lake Malawi // Environ. Biol. Fish. 1981. V.6. N. 3-4. P. 361-365.
- McNicol R., Scherer E., Murkin E. Quantitative field investigation of feeding and territorial behavior of young-of-year brook charr *Salvelinus fontinalis* // Environ. Biol. Fish. 1985. V. 12. N. 1. P. 219-228.
- Meckley T., Wagner C., Gurorie E. Costal movement of migrating sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in response to a partial pheromone added to river water: implication for management of invasive populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2014. V. 71. N. 4. P. 533-544.
- Miyoshi M. Effects of the artificial fish nest and the growth of the eel // Aquaculture/ 1976. V. 23. N.4. P. 168-172.
- Morris C., Snelgrove J., Pemel C., Ollerhead L. Temporale and spatial migration of atlantic cod (*Gadus morrhua*) inside and outside a marine protected area and evidence for the role of prior experience in homing // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2014. V.71. P. 1704-1712.
- Mulas A., Bellody A., Cannas R., Cad A. Diet and feeding behaviour of longnosed skate *Dipturus oxyrinchus* // J. Fish. Biol. 2015. V. 86. N.1. P.121-148.
- Murayama T. On the home-range, territory size residentiality of freshwater fish *Pungtungia herzi* // Mar. Sci. Mon. 1975.V.7. N. 12. P.47-49.
- Nicolson T., Rodgers J., Jonson S., Solazzi H. Sezonal changes in habitat use by juvenile koho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Oregon costal streams // Canad. J. Fish. Sci. 1997. V. 49. N. 4. P. 783-789.
- Noakes L., Leaserland J. Social dominance and interrenal cell activity in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Environ. Biol. Fishes. 1977. V. 2. N. 2. P.131-136.
- Noranaarttragin P., Sinanan P., Boonjohn N., Khemakoran P., Yakupitiyage A. The FAD fishing in the gulf of Thailand // Aquat. Liv. Res. 2013. V. 26. N. 1. P. 1-7.
- North E. Aggressive behavior of juvenile brown trout *Salmo trutta* in an analysis of wigwag display // J. Fish. Res. Bd. Can. 1979. V. 15. P. 671-677.
- Northcote T. Mechanisms of fish migrations in river // Mech. Migrat. Fish. Proc. NATO Adv. Res. Inst. 1974. P. 317-355
- Ogura M. Migration behavior of pacific salmon (*Oncorhynchus* spp) in the open sea // Bull. Nat. Res. Int. Far Seas Fish. 1994. N. 31. P.1-135.
- Okajima J., Onikura N. Larval and juvenile development of pike gudgeon, *Pseudogobio esocinus*. // Ichthyol. Res. 2015. V. 62. N.3. P. 268-273.
- Padur M., Horbowy J. Food composition and prey selection of cod in southern Baltic sea // Acta Ichth. Pisc. 2013. V. 43. N. 2. P. 109-118.
- Parmentier E., Berten L., Rigo L., Aubrant F., Nedelect S., Simpla D., Lecchini D. The influence of various reef sounds in coral-fish larvae behavior // J. Fish. Biol. 2015. V. 86. N. 5. P.1507-15-18.
- Partridge B., Pitcher T. Evidence against a hydrodynamic function for fish schools // Nature. 1979. V. 249. N. 5712. P. 418-419.
- Patrik P., Sheehan R. Effectiveness of a strobe light as the exclusion scheme // Hydrobiologia. 1982. V. 94.N. 3. P. 269-277.
- Pauli B., Wiech M., Heiman N., Utne-Palo A. Opposite selection on behavioral types by active and passive fishing gears in a simulated guppy *Poecilia reticulata* fishery // J. Fish. Biol. 2015. V. 85. N. 3. P. 1030-1045.
- Pavlov D.S., Zvezdin A.O., Kostin V.V. Reoreaction of early juveniles of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in Ozernaya river and Lake Kurilskoe // J. Ichthyol. 2013. V. 53.N. 1. P. 70-78.
- Peterson C. Cruising speed during migration in the striped mullet (*Mugil cephalus* L) an evolutionary response to predation // Evolution. 1976. V.30. N. 2. P. 393-396.
- Planque J. et al. Monitoring of beaked redfish (*Sebastes mentella*) in North Atlantic current chelluga and future prospects // Aquat. Liv. Res. 2013.V.26. N. 4. P. 293-306.
- Preciado I., Punzom A., Velasco F. Spatio-temporal variability in the european heke *Merluccius merluccius*: The recruit abundance and prey availability // J. Fish. Biol. 2015/ V86. N. 4. P.1319-1334.

- Puckett K. The energetics of feeding territoriality in juvenile koho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Behavior. 1985. V. 92. N. 1-2. P.97-111.
- Quinn T. Evidence for selectal and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry // J. Comp. Physiol. 1980. V. A137. N. 3. P.243-248.
- Quinn T. Salmon homing is the puzzle complete // Environ. Biol. Fish. 1985. V. 12. N.4. P. 315-317.
- Riber F., Qin J. Prey size and cannibalism behavior of juvenile barramundi *Lates calcarifer* // J. Fish. Biol. 2015. V 86. N. 5. P. 1549-1566.
- Riley W., Ibbotsen A., Maxwell D., Davison P., Beant W., Iles M. Development of schooling behavior during the downstream migration of atlantic salmon smolts in chalk streams // J. Fish. Biol. 2014. V. 85. N. 4 P. 1042-1059.
- Roberts S., Hirshfeld M. Deep sea corals: out of the sight? But no longer out of mind // Front. Ecol. Environ. 2004. V. 2.N. 3. P. 123-130.
- Robertis A., Handergard N. Fish avoidance of research vessels and the efficiency of noise reduced vessels: review // ICES J. Mar. Sci. 2013. V.70. N. 1. P. 34-45.
- Rocco R., Belangen C., Imre I., Brown G., Johnson N. Deytime avoidans of chemosensory alarm cues by adult sea lamprey (*Petromyzon marinus*) // Can. J. Fish. Aqw. Sci. 2014.V. 71. N. 6. P. 834-830.
- Rosenthal S., Twomey C., Hartrett A., Wu H., Couzin I. Revealing the hidden network of information in mobile animal groups allows prediction of complex behavioral contagion // PNAS. 2015. V.112. N. 15. P. 4690-4695.
- Sakai H., Iwata A., Jeon S. Genetic variability and differentiation of a freshwater gobi *Odontobutis obscura* from Yamaguchi prefecture // J. Nat. Fish. Univ. 1996. V. 45. N. 2. P.87-93.
- Sakakura Y., Tsukamoto K. Social rank in schools of juvenile yellowtail *Seriola quinqueradiata* // J. Appl. Ichthyol. 1998. V. 14. N. 1-2. P.69-73.
- Sakurai Y. Reproductive behavior of walleye pollock in captivity // Aquabiology 1983.V. 24. 5(1). - Pp. 2-7.
- Sakurai Y. Reproductive behavior of walleye Pollock, pacific cod, & japan common squid as an example from the view point of experimental ecology // Bull. Jap. Sci. Fish. Oceanogr. 1992, v. 56, N. 2. P. 214-216.
- Sakurai Y., Hattori T. Reproductive behavior of pacific cod in captivity // Fish. Sci. 1996, v. 62, N. 2. – P.
- Shida O. distribution of the walleye Pollock and oceanographic conditions in the Nemuro strait // Sci. Rept. Hokkaido. Fish. Res. Inst. 2014. N. 86. P. 125-135.
- Schmitt R., Strand S. Cooperative foraging by yellowtail *Seriola lalandei* (Carangidae) on two species of fish prey // Copeia. 1982. N.3. P. 714-717.
- Schroder W. Loffelstore (*Poliodon spatula*) und andere Storen des Berliner Aquariums // Sitzunger. Ges. Naturforsch. Freunderlin. 1972.V. 15. S.19-20.
- Scullion J., Edwards R. The movement of hatchery reared rainbow and brown trout in a polluted river in the south Wales coalfield // J. Fish. Biol. 1979. V. 14. N. 2. P. 173-178.
- Seamen W., Sprague L. Artificial habitats for marine and freshwater fishes // Akad. Press. N.Y. 1991. 285 p.
- Sepulveda C., Heberer C., Aalbers S. Development and trial of deep-set buoy gear for swordfish? *Xiphias gladius*, in the southern California bight // Mar. Fish. Rew. 2014. V.76. N. 4. P. 28-36.
- Shrimpton J., Warren K., Todd N., McRae C., Glova G., Telmer K., Clarke A. Freshwater movement patterns by juvenile pacific salmon *Oncorhynchus* spp before they migrate to the ocean // J. Fish. Biol. 2014. V.85. N. 4. P. 987-1004.
- Sjoberg K. Locomotor activity of river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L) during the spawning season // Hydrobiologia. 1977. V. 55. N. 3. P. 265-270.
- Slaney P., Northcote T. Effects of prey abundance on density and territorial behavior of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in laboratory stream channels// J. Fish. Res. Bd. Can. 1974 // V.31. P. 1201-1209.
- Smith G., Walters G., Raymore P., Hirschberger W. Studies of the distributions and abundance of juvenile groundfish in the NW gulf of Alaska, 1980-1982 // NOAA tech. mem. 1984. 99 p.

- Sjoblom V., Parmanne R. The vertical distribution of Baltic herring larvae (*Clupea harengus* L) in the Gulf of Finland // Finn.Fish. Res. 1979. N. 2. P. 5-18.
- Staatterman E., Paris C. Modelling larval fish navigation: the way forward // ICES J. Mar. Sci. 2014. V. 71. N. 1. P. 918-924.
- Stinger G., Hoar W. Aggressive behavior of underyearling Kamloops trout // Canad. J. Zool. 1955.V. 23. P.148-160.
- Sullivan J., Atchison G. Predator-prey behavior of fathead minnows, *Pimephales promelas* and largemouth bass, *Micropterus salmoides* in model ecosystem // J.Fish. Biol. 1978.V. 13. N. 2. P.249-253.
- Suzuki K., Hioki S. Nerestovoe povedenie morskogo lesha *Gimnocranius griseus* v akvariume (jap. jaz.) // Jap. J. Ichthyol. 1978. V. 24. N. 4. P.271-277/
- Swain D., Riddle B. Variation in agonistic behavior between newly emerged juveniles from hatchery and wild populations of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Canad. J. Fish. Sci.1990. V.47. N. 3. P. 566- 571.
- Symons P., Heland M. Stream habitat and behavioral interaction of underyearling and yearling of atlantic salmon (*Salmo salar*) // J. Fish. Res. Bd. Can. 1978. V. 35. P. 175-183.
- Takahashi S. Vertical distribution and diel migration of isaza (*Caenogobius isaza*, Pisces) in Lake Biwa // Dobutsugaku zasshi. 1981.V. 90. N.2. P. 145-151.
- Takahashi T. Effect of strob light on the movement of yellowtail // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1978.V. 44. N.8. P.869-874.
- Templeman W. The life history of the capelin (*Mallotus villosus*) in Newfoundland waters // Bull. Newfoundland. Gov. Lab.1948.N. 17. P. 1-151.
- Templeman W. Transatlantic migrations of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) // J. Fish. Res. Bd. Can. 1976. V. 33. N.11. P.2605-2609.
- Tesch F. Tracking of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in different shelf areas of the Nordeneast Atlantic//J. Cons. explor. mer. 1979. V. 174. P.104-114.
- Timmermans J. Attachement et retour de la truite fario (*Salmo trutta fario* L) a son habitat // Trav. Stat. Rech. Eauch. Et Forets Groenlandal-Hoeilaart. 1976. N. 35. 19 p.
- Tytler P. Machin D., Holliday F., Priede I. A comparison of the patterns of movement between indigenous and displaced brown trout (*Salmo trutta*) in a small shallow loch // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1978. V. 78. N. 4. P. 245-268.
- Van den Hurk R., Hart L., Lambert J., Van Oort P. On the regulation of sexual behaviour of male zebra-fish *Danio rerio* // Gen. Comp. Endocrinol.1982. V. 46. N. 3. P. 403-407.
- Van Hyning J., Cooney R. Association of walleye pollack *Teragra halcogramma* with the jellyfish *Cyanea* // Copeia. 1974. N. 3. P. 791-792.
- Van Veen T., Andersson M. Threshold for synchronization of locomotor activity to visible radiation in the eel *Anguilla Anguilla* // Oikos. 1982. V. 38. N. 1. P. 21-25.
- Varelli C., Macleave J. Locomotor activity of atlantic salmon parr (*Salmo salar*) in various light conditions and week magnetic fields // Anim. Behave. 1974. V. 22. No 1. P.178-186.
- Vascovelos J., Afonso-Dias M., Fario G. Atlantic chab mackerel (*Scomber colias*) spawning season, size and age of first maturity in Madeira waters // Arquipelago life & marine science. 2012.N. 29. P.43-51.
- Vehanen T., Hyvarinen P., Huusko A. Food consumption and prey orientation of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in large regulated lake// J. Appl. Ichthyol. 1998. V. 14. N 1-2. P.15-22.
- Veselov A.E., Kazakov R.V., Sysoeva M.I., Bachmet I.N. Ontogeny of reotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon // Aquaculture 1998. N. 168. P. 17-26.
- Von Dorrien C., Hammer C., Voss J. Rhythmik verschiedener Verhaltnissen eints Hummakrelenbestandes, untersucht am Beispiel der Fischerei vor NW Afrika // Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin. Math.-naturwiss. R. 1977. V. 26. N. 4. S. 417-419.
- Walker G., Harden Jones F., Arnold G. The movements of plaice (*Pleuronectes platessa*) tracked in the open sea // J. Cons. Int. Expl. Mer. 1978.V. 28.N. 1. P.58-86.
- Webb P. The effect of size on the fast-start performance of rainbow trout *Salmo gairdneri*, and a consideration of piscivorous predator-prey interaction // J. Exp. Boil. 1975. V. 65. N. 1. P. 157-177.

- Webb P. Chase response latencies of some teleostean piscivores // Comp. Biochem. Physiol. 1984. V. 79A. N. 1. P. 45-48.
- Webb P., Skasden J. Strike tactics of esox // Can. J. Zool. 1980. V. 58. P. 2127-2133.
- Weihs D. Hydrodynamics of fish schooling // Nature. 1973. N. 5387. P. 290-291.
- Werry J., Clua F. Sex-based spatial segregation of adult bull sharks, *Carcharhinus leucas*, in the New Caledonian Great Lagoon // Aquat. Living. Res. 2013. V. 26. N. 4. P. 281-288.
- Wesche T. Evaluation of trout cover in smaller streams // Proc. 5-th Ann. Conf. West. Assoc. State Game and Fish Comm. S. 1 Albuquerque, N. Mexico. 1974. P. 286-294.
- White G., Brown C. Microhabitat use affects goby (Gobiidae) cue choice in spatial learning task // J. fish. Biol. 2015. V. 86. N. 4. P. 1305-1318.
- Westley P., Quinn T., Dittman A. Rates of straying by hatchery produced pacific salmon (*Oncorhynchus* spp) and steelhead (*O. mykiss*) differ among species, life history types and populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2013, N. 3. - P. 735-746.
- Whitfield A. Why are there so few freshwater fish species in most estuaries? // J. Fish. Biol. 2015. V. 86. N. 4. P. 1227-1250.
- Wilson L., Burrows M., Hastie G., Wilson B. Temporal variation & characterisation of grunt sounds produced by atlantic cod & pollack during the spawning season // J. Fish. Biol. 2014. V. 84. N. 4. P. 1014-1030.
- Yamaguchi H., Matsushima T., Nakamura M. Note on the aggressive behavior of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Sci. Rpt. Hokkaido Salm. Hatch. 1981. N. 35. P. 11-34.
- Yamaguchi H. Experimental study on population dynamics in the guppy, *Poecilia reticulata*. Effect of shelters on the increase of population density // J. Fish. Biol. 1976. V. 9. N. 1. P. 51-65.
- Yuen H. Behavior of skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* as determined by tracking with ultrasonic devices // J. fish. Res. Bd. Canada. 1970. V. 27. N. 11. P. 2070-2079.
- Zijdlewski G., Stich D., McCormic S. Photoperiod control of downstream migrations of atlantic salmon smolts // J. Fish. Biol. 2014. V. 85. N. 4. P. 1023-1041.
- http://sphotos.ak.fbcdn.net/hphotos-7_184880_n.jpg

Александр Александрович Яржомбек

ОБРАЗ ЖИЗНИ И ПОВЕДЕНИЕ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ

Главный редактор *Н.Э. Боровик*
 Корректор *Е.Н. Гаврилова*
 Художественный редактор *М.Е. Котова*
 Компьютерная верстка *М.Е. Котовой*

Подписано в печать 23.05.2016

Формат 60x84 $\frac{1}{16}$. Печ. л 12,5.

Тираж 50 экз.

Издательство ВНИРО
 107140, Москва, Верхняя Красносельская, 17.
 Тел.: +7 (499) 264-65-33, факс: +7 (499) 264-91-87